Tome 65, nº 34 — September 1958

Die Morphologie der Schmuckfeder von *Aix galericulata* L.

von

Anita BRINCKMANN

(Zoologische Anstatt Universität Basel)

Mit 72 Textabbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS

I. EINLEITUNG

Seit die Verhaltensforscher die Wichtigkeit des Gefieders, oder einzelner Federn als Ausdrucksorgane im Sozialleben erkannt haben, mehrt sich das Interesse an der Bedeutung der äusseren Gestalt der Vögel. Die Beachtung gilt vor allen Dingen denjenigen Federn, die nicht nur dem Wärmeschutz oder Flugvermögen dienen, sondern äusserst auffällig gestaltet sein können: Die Kopffedern der Reiher (Lorenz 1938), die Radfedern des Pfaus (Sager 1955, Schenkel 1957), die Schmuckfedern der Entenmännchen, die der Paradiesvögel und viele andere. Obwohl die Bedeutung dieser Federn in der Verhaltensforschung erkannt wurde, ist ihre spezielle Gestalt bisher kaum untersucht worden.

Haecker hat 1918 versucht, in seiner „Entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsanalyse" die Zeichnungen von Tieren durch Vorgänge bei ihrer Entwicklung zu erklären. Bei genauer morphologischer und ontogenetischer Analyse erwiesen sich jedoch viele seiner Erklärungsversuche als nicht stichhaltig. Süffert hat 1927 als erster bestimmte Zeichnungstypen vergleichend morphologisch phänomenologisch geordnet. Henke hat sich ebenfalls in seiner Arbeit von 1936 und vielen späteren Arbeiten vergleichend mit den Mustern der Schmetterlinge befasst, jedoch vorwiegend auf entwicklungsphysiologischer Grundlage. Süffert hat dann 1932 die Bedeutung von Gestaltmerkmalen auf tierische Augen klar erkannt. Seine Untersuchungen gingen von der Wirksamkeit der Raupen- und Puppengestalt zu bestimmten Beleuchtungsanordnungen aus. Er definierte, dass überall da, wo für die Form eines Tieres oder Teile derselben eine gestaltspezifische Wirkung auf ein anschauendes Auge nachgewiesen werden kann, man von dieser Gestalt oder einem Teil desselben als einem „visuellen Organ" reden muss. (Süffert, 1932, S. 147).

Untersucht man bei Vögeln das Auftreten von gestaltlich oder in der Färbung besonders differenzierten Federn, so findet man eine gruppentypische Regelmässigkeit im Auftreten solcher Federn, die sich dann für die einzelnen Arten besonders differenzieren können: So zeigen zum Beispiel die Schwanzfedern der Hühnervögel eine grosse Tendenz zur Verlängerung und durch die „Augenbildung" eine Vielfalt von Möglichkeiten in der Ausbildung verschiedenster

Federmuster. Bei den Kolibris ist das ganze Körpergefieder zu schillernden Federn umgewandelt, die sich aber in den einzelnen Arten in spezifischer Weise voneinander differenzieren, wie es Dorst in seiner Arbeit von 1951 zeigte. In der Gruppe der Anseres sind es vor allem die Schwungfedern und die Körperfedern der Männchen im Prachtkleid, die in Farbe und Form auffallend gestaltet sind. Dies führt bei den einzelnen Arten zu der grossen Anzahl von „Spiegeln", welche die verschiedensten Grade der Musterbildung aufweisen.

Einer dieser gruppentypischen Bildungen gilt die vorliegende Untersuchung, welche die Schmuckfeder von *Aix galericulata* L. behandelt, eine Feder, die schon makroskopisch derart aberrant gestaltet ist, dass ihr ein hoher morphologischer Formwert zugesprochen werden muss. Die Analyse eines solch auffälligen Organs muss ausgehen von einer morphologischen Darstellung des Eigenwertes dieser Feder und darf sich nicht sofort der spezifischen Leistung als visuelles Organ zuwenden. Erst auf der Basis einer solchen neutralen Beschreibung können die „Rollen", die das visuelle Organ übernimmt, untersucht werden. Da die Methode der Morphologie zum grössten Teil im Formenvergleich liegt, wurde die Möglichkeit des Vergleichs hier weitgehend angewandt, das heisst, es wurde versucht, darzustellen, wie sich die auffällig gestaltete Schmuckfeder von einer dem Fliegen dienenden Feder unterscheidet. Da die morphologische Analyse sich als sehr umfangreich erwies, konnte die Wirkweise der Schmuckfeder als visuelles Organ im Balzverhalten nur kurz geprüft werden.

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Professor Dr. Adolf Portmann. Meinem verehrten Lehrer möchte ich an dieser Stelle für seine stete Bereitschaft zur Discussion und seine andauernde wertvolle Hilfe herzlich danken. Ausserdem danke ich ihm für die Möglichkeit, eine Reihe von Entenarten in der Zoologischen Anstalt halten zu können.

Ferner gilt mein Dank der Direktion des Zoologischen Gartens Basel, Herrn Feuz vom Erlentierpark Basel, Herrn Dr. L. Hoffmann und Herrn Müller (Station Biologique, Tour du Valat, Südfrankreich) für die Hilfe bei der Beschaffung von Material; ebenso Herrn Dr. A. Schifferli für Sendungen wertvoller ornithologischer Literatur von der Vogelwarte Sempach.

Fräulein S. Baur und Fräulein E. Sandmeier danke ich herzlich für Hilfe bei der Fertigstellung von Zeichnungen.

II. MATERIAL UND METHODE

Die in dieser Arbeit untersuchten Federn stammen zum grössten Teil von Mandarinenten, die von ihrem 4. bis 5. Lebensmonat an in der Zoologischen Anstalt gehalten wurden.

Für Totalpräparate der Radien wurden diese mit Uhrmacherpinzetten am Ramus abgezupft und, wenn nötig, reihenweise auf Objektträger gelegt. Sie wurden ohne Eindeckungsmittel mit einem mit Plastillinfüsschen versehenen Deckglas zugedeckt. Ausserdem wurden Totalpräparate ganzer Federteile auf die gleiche Weise eingedeckt.

Für die Anfertigung von Schnitten erwies sich folgende Methode als die beste: Die zu untersuchenden Rami oder Ramusteile wurden kurz in Aether/Alkohol geschüttelt, kamen dann für kurze Zeit in Xylol und von dort direkt in eine Mischung von 2 bis 3 Teilen 60 Grad Paraffin und 1 bis 2 Teilen Stearin. (Dorst 1951). Es genügte vollkommen, die Federteile für 30 Minuten in dieser Mischung zu lassen und dann einzubetten. Am wichtigsten für das Gelingen der Schnitte erwies sich die Schärfe und Güte des Messers. Es wurde nach 2 bis 3 Blöcken jeweils neu abgezogen. Für Messungen und Grössenvergleiche erwies sich eine Schnittdicke von 10 μ als genügend, für Strukturuntersuchungen wurden 2 μ dicke Schnitte angefertigt. Um ein „Abschwimmen" der Schnitte zu vermeiden, wurden diese nach der Methode von Frank (1939) trocken auf mit Eiweissglyzerin bestrichene Objektträger gelegt und so lange auf eine nicht zu heisse Heizplatte gebracht, bis die Schnitte sich an das Glas des Objektträgers anschmiegten, aber nicht schmolzen. Darauf wurden sie nach 12stündigem Trocknen entparaffiniert, entweder direkt aus Xylol in Kanadabalsam eingedeckt, aus 100% Alkohol lackiert, oder bis in Aqua dest. heruntergeführt und dann mit Glyzerin/Gelatine eingedeckt. Wurden mehrere Rami in ihrem Zusammenhalt geschnitten, so wurden sie nicht entparaffiniert, sondern direkt in Kanadabalsam eingedeckt, damit die ursprüngliche Lage der Distal- und Proximalradien sich sicher nicht verschob.

Um eine genaue Beschreibung der Federn geben zu können, ist es wichtig, dass diese bis in ihre kleinsten Teile genau definiert sind, und ihre Orientierungen im Raum eindeutig klargelegt werden.

Ich folge im wesentlichen der Einteilung, die Sick 1937 für die Konturfeder gibt. Doch müssen einige Begriffe hinzugefügt werden, die für das Verständnis der Feinstruktur der in dieser Arbeit untersuchten Federn wichtig sind. (Abb. 1, 2, 3.) Bei normaler Lage

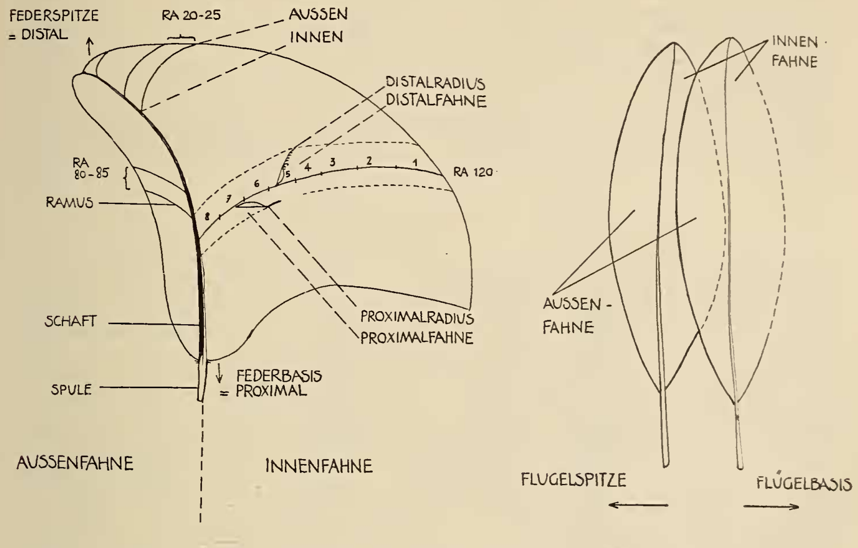


Abb. 1.
Schema der Schmuckfeder und ihrer Teile nach den für eine Konturfeder geltenden Bezeichnungen.

Abb. 2.
Deckungsweise von Schwungfedern am Entenflügel.

der Federn kann man eine dem Tierkörper zugewandte Fläche der Federn unterscheiden, sie wird als ventral bezeichnet, und eine vom Tier abgewandte, die dorsale Fläche der Feder. Die Schwungfedern am Entenflügel, denen diese Untersuchung im weiteren Sinne gilt, sind jeweils so angeordnet, dass der in Hinsicht auf den ganzen Flügel proximale Federteil von dem distalen Teil der folgenden Feder überdeckt wird. (Abb. 2.) Man bezeichnet dementsprechend den ersteren Teil als Innenfahne, den letzteren als Aussenfahne. Obwohl die Schmuckfeder der Mandarinente, die der besondere Gegenstand dieser Studie ist, von keiner der anderen Federn überdeckt wird (s. S. 492), wird ihre ursprünglich zum Tierrumpf hinweisende Fahne als Innenfahne bezeichnet, die schmale, zur Hand hinweisend, als Aussenfahne. Weiter ist an der Einzelfeder Spitze (distal) und Basis (pro-

ximal) zu unterscheiden. Die Vereinigung der Rami mit dem Schaft wird als Innenteil der Rami bezeichnet, ihre Spitze als Aussenteil. Die Begriffe distal und proximal sollten nicht auf den einzelnen Ramus angewandt werden, da sie schon

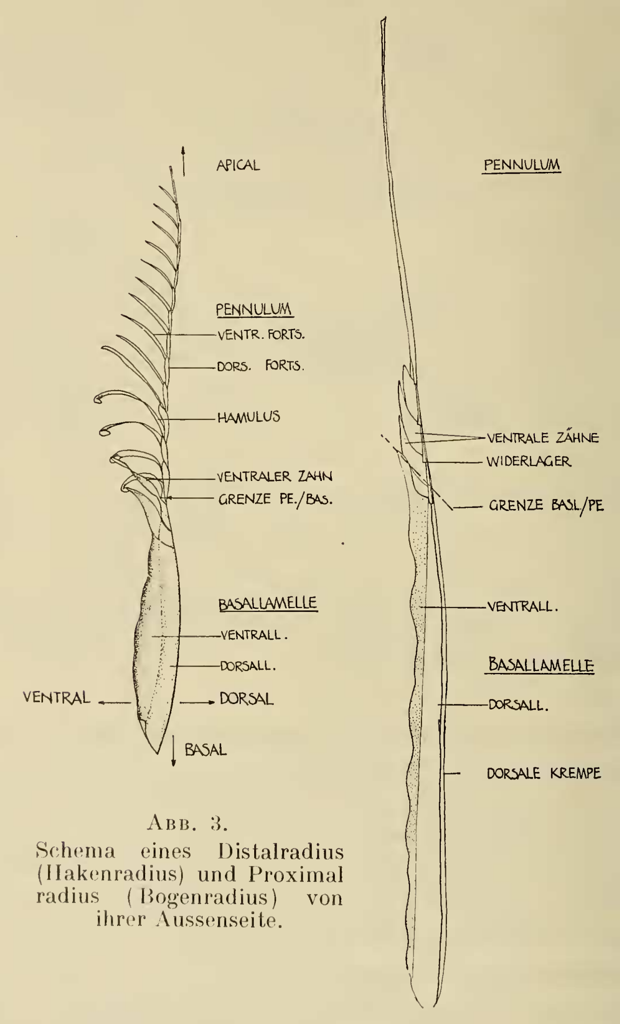


Abb. 3.
Schema eines Distalradius (Hakenradius) und Proximal radius (Bogenradius) von ihrer Aussenseite.

bei der Orientierung der ganzen Feder verwandt wurden. Am einzelnen Ramus wird die Gesamtheit der Radien, die zur Federspitze hinweisen, als Distalfahne bezeichnet, ihre Radien als Distalradien; der zur Federbasis hinweisende Teil als Proximalfahne, deren Radien als Proximalradien.

Der einzelne Distalradius gliedert sich in Basallamelle und Pennulum. Alles, was zur Spitze des Radius weist, wird als apical, das was zur Basis weist, als basal bezeichnet. Die Seite des Radius, die zur Ramusspitze hinweist, wird als aussen bezeichnet, der Teil, der zur Vereinigung des Ramus mit dem Schaft weist, als innen. Die Kante des Radius, die zur Ventralseite der Feder zeigt, wird als ventral bezeichnet, die entgegengesetzte als dorsal. In den Radien, die aus ihrer ursprünglichen Lage herausgedreht sind, wurde die Bezeichnung jeweils so gewählt, dass sie für den ursprünglichen, das heisst nicht tordierten Radius gilt.

Anhänge des Pennulums sind die Hamuli, die ventralen und dorsalen Fortsätze; Anhänge der Basallamelle die ventralen Zähne. Da die Basallamelle keine einfache Fläche ist, sondern bei den meisten Radien in der Längsachse gefaltzt, wird ihr nach ventral und aussen weisender Teil als Ventrallamelle und der nach dorsal weisende Teil als Dorsallamelle bezeichnet. (Lamelle ventrale und dorsale nach Dorst 1951.)

Für die Proximalradien gelten die gleichen Begriffe. Es kommt bei ihnen nur hinzu der Begriff des Widerlagers und der dorsalen Krempe, die zum Einhaken der Hamuli bestimmt ist. Im Laufe der Arbeit hat sich gezeigt, dass die ventralen Zähne der Proximalradien nicht wie bei den Distalradien der Basallamelle, sondern dem Pennulum zuzuordnen sind, daher wurden bei Längenmessungen bei Distalradien als Grenze Pennulum/Basallamelle der Vereinigungspunkt des an apicaler Stelle stehenden ventralen Zahns mit seinem Zellkörper gewählt. Die Grenze Pennulum Basallamelle bei den Proximalradien ist aus der gestrichelten Linie Abb. 3 ersichtlich.

Die Bezeichnung Haken- und Bogenradien wird in dieser Arbeit nur verwandt, soweit es sich um Distalradien mit voll differenzierten Hamuli handelt, und um Proximalradien, die mit einer dorsalen Krempe ausgestattet sind.

Alle Messungen wurden mit dem gleichen Mikroskop und gleichem Okularmikrometer durchgeführt. Da es in dieser Arbeit vor allen Dingen auf die Längenwerte der Federteile untereinander ankam, wurden alle Messungen in Masseinheiten, in dieser Arbeit als E angegeben, und nicht in μ umgerechnet. 1 E beträgt dabei

4 μ. Mussten krumme Linien gemessen werden, so erwies es sich als genügend, jeweils nur die Längenmasse der Sehnen zu bestimmen. Winkelmessungen zwischen Schaft und Ramus wurden auf folgende Weise durchgeführt: Mit einem photographischen Vergrösserungsapparat wurden alle zu untersuchenden Federn auf ein Blatt Papier projiziert und auf diesem der Schaft und jeder 20 Ramus eingetragen. Um den Schnittpunkt der Rami mit dem Schaft wurde ein kleiner Kreis von gleichbleibendem Durchmesser gezogen. Durch den Kreismittelpunkt und den Schnittpunkt mit dem Ramus wurde eine erste Gerade gelegt, und durch die beiden Schnittpunkte des Kreises mit dem Schaft eine zweite. Der Winkel zwischen diesen beiden Geraden wurde bestimmt und als Schnittwinkel Ramus/Schaft bezeichnet. Auf diese Weise erhält man auch bei stark gekrümmtem Schaft eine Annäherung an die Tangente im Ansatzpunkt des Ramus an den Schaft.

III. DESCRIPTIVER TEIL

A. Allgemeines

Die Männchen der Mandarinenten haben im Winter, wenn sie das Prachtkleid tragen, oder das „neutrale" Kleid nach der Deutung der experimentellen Arbeiten von Cavazza, Henke und anderen, eine sehr breite, orange gefärbte Feder, die zu den inneren Schwung-

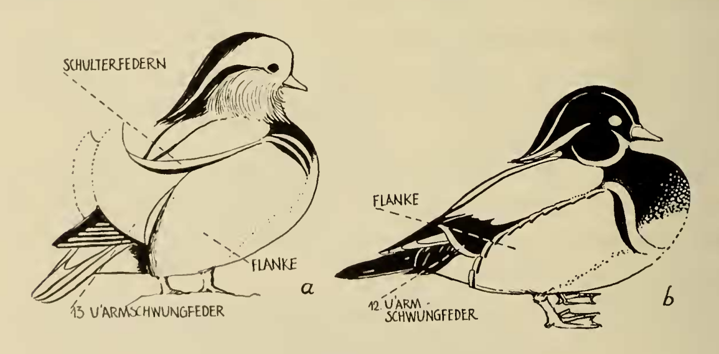


Abb. 4.

a) Aix galericulata L. ♂ im Prachtkleid.
b) Aix sponsa L. ♂ im Prachtkleid.
(Zeichnung von E. Sandmeier).

federn des Unterarmes gehört. Schon HEINROTH erkannte 1910 diese Feder als innere Armschwinge. Ich bezeichne diese in den folgenden Untersuchungen einfach als „Schmuckfeder“ und die im Sommer dieser Feder homologe Feder als „Sommerfeder“ („Eclipse Plumage“ WITHERBY 1953) (Abb. 4.)

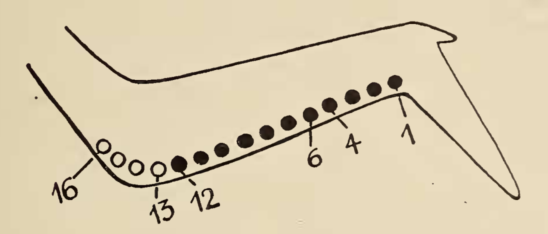


ABB. 5.
Anordnung von Spiegel- und Schmuckfedern bei Anatiden. Federn des Spiegels. Grenzgebiet des Spiegels.

Bei der Zählung der Federn vom Handgelenk aus, erweist sich die Schmuckfeder als die 13. Schwungfeder des Unterarmes. (Unter Berücksichtigung der diastataxischen Lücke der 5. Schwungfeder des Unterarmes. STEINER 1917.) Sie schliesst unmittelbar an das Gebiet des Spiegels an (Abb. 5). Auch bei vielen anderen Anatidenarten nimmt diese 13. Schwungfeder als Grenzgebiet des Spiegels eine Sonderstellung ein: Bei den Stockenten zeigt sie noch eine Schillerfärbung, auch unterliegt sie den gleichen Mausergestzmässigkeiten wie der Spiegel, das heisst, sie wird genau wie dieser nur einmal jährlich gemausert. Bei den Schnatterenten dagegen, bei denen sich in beiden Geschlechtern die 13. Schwungfeder durch einfarbiges Grau oder Braun vom Weiss der 12. Unterarmschwungfeder abhebt, wird diese Feder, gleich wie die proximal folgenden Federn, zweimal im Jahr gemausert. Bei den Mandarinenten wird diese 13. Unterarmschwinge bei den Männchen zweimal, bei den Weibchen nur einmal gemausert. (Über die genauen Mauserverhältnisse bei den Mandarinenten siehe Kap. III D.) Die 14., 15., und 16. proximal an die Schmuckfeder anschliessende Federn weisen äusserst interessante, von SAVAGE (1952) erwähnte Umformungen auf: Die 14. Schwungfeder, im Prachtkleid erst nach Entfernung der zugehörigen Deckfeder sichtbar, stellt gestaltlich eine sehr stark verkleinerte Ausgabe der Schmuckfeder dar.

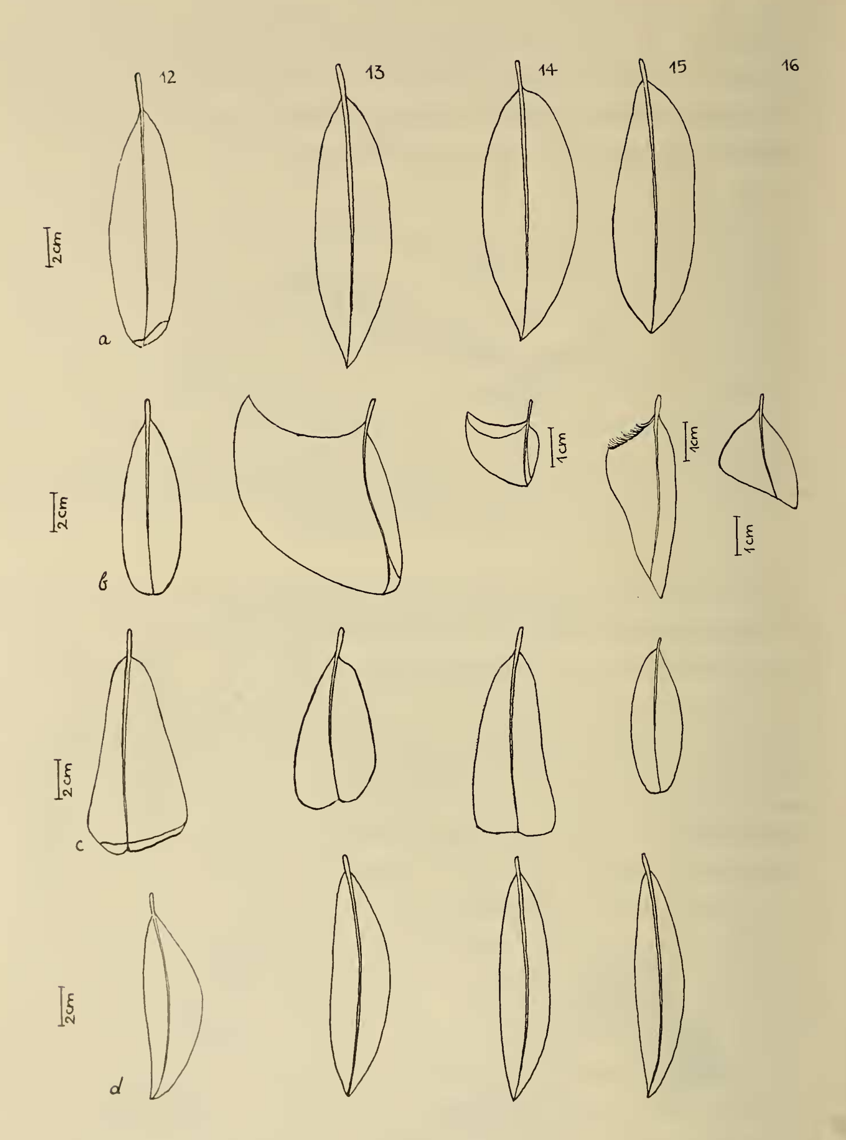


Abb. 6.

12.-16. Schwungfeder des Unterarmes dargestellt an vier Arten.

a) *Anas platyrhynchos* L.
b) *Aix galericulata* L.
c) *Aix sponsa* L.
d) *Anas strepera* L.

(Abb. 6.) Die bei der Schmuckfeder auftretende Schillerfärbung der Distalfahne ist meistens durch weiss ersetzt, auf der Innenfahne ist das Orange vorherrschend. Oft ist hier wie bei der grossen Schmuckfeder ein weisser Rand ausgebildet, ein Samtrand ist nie zu beobachten. Proximal dieser Feder liegt eine grössere und auch im proximalen Teil verbreiterte Feder, die bis auf einen kleinen Abschnitt an der Federbasis blauschillernd ist. Die 16. Schwungfeder ist kleiner als die 15. und zeigt sowohl in der Art des Schillers als auch in der Gestalt eine Reduktion der distal benachbarten Feder. Obwohl diese drei Federn morphologisch sicher sehr interessant wären, beschränke ich mich in den folgenden Untersuchungen nur auf die Morphologie der Schmuckfeder selbst. Im Sommerkleid sind die 14., 15., und die 16. Feder einfarbig grau braun und länger als im Winter. Auf das Problem der „feldartigen Musterbildung", das sich aus diesen „unsichtbaren" Schmuckfedern ergibt, werde ich im Kap. IV zurückkommen.

Die Färbung der Schmuckfeder wird durch Melanine hervorgerufen. Gelöstes Pigment wie Lipochrome sind nicht nachzuweisen. Dabei wird das Orange, das den Hauptteil der Innenfahne ausmacht, durch orangefarbiges Pigment in sehr feinkörniger Verteilung hervorgerufen. Es wird in 20% KOH sofort gelöst. Das Melanin des Schiller- und Samtteils ist gröber und seine Lösung in 20% KOH dauert länger als 24 Stunden. Nach Görnitz (1923), der die Melanine nach ihrer Löslichkeit in Eu- und Phaeomelanin unterteilt, wäre demnach das Orange den Phaeomelaninen, das Schwarzbraun des Schiller- und Samtteils jedoch den Eumelaninen zuzuordnen.

Die Ausbildung der 13. Schwungfeder des Unterarmes als Schmuckfeder bei den Mandarinmännchen im Prachtkleid stellt nun mehrere morphologische Probleme:

1. Wie unterscheidet sich in Gestalt und Struktur diese Feder von einer optisch undifferenzierten Feder aus gleichen Gebiet anderer Anatiden ?

2. Ist die Differenzierung der 13. Schwungfeder des Unterarmes spezifisch für die Art *Aix galericulata*, oder tritt sie auch in vergleichbarer Form bei der verwandten Art *Aix sponsa* auf ?

3. Nach Cavazza (1938) gehört das Prachtkleid der Entenmännchen, das er am Beispiel der Stockente untersucht, zu den

„pseudosexuellen“ Merkmalen des Vogelkörpers, die durch ein Gonadenhormon abzuwandeln, aber nicht hervorzurufen sind. Das Ruhekleid dagegen gehört wie das Kleid des Weibchens während des ganzen Jahres zu den „eusexuellen“ Merkmalen, die erst infolge der Tätigkeit des Gonadenhormons auftreten. Wie verhält sich nun morphologisch die arttypische Schmuckfeder zu der im Sommer durch hormonalen Einfluss entstehenden Feder aus gleicher Papille? Zeigt die im Sommer entstehende Feder noch Merkmale der Schmuckfeder, oder bildet sie einen vollkommen anderen Federtypus aus ? Hieraus stellt sich auch eine 4. Frage, nämlich wie weit ist die entsprechende Feder des Weibchens, die zum eusexuellen Merkmalstyp gehört, identisch mit der Feder des Männchens ?

5. Wie weit unterscheidet sich die erste aus der 13. Federpapille hervorgehende Feder (im Folgenden juvenile Sommerfeder genannt) von den zeitlich folgenden. Entspricht sie morphologisch der adulten Sommerfeder, oder nimmt sie eine Sonderstellung als Vorgänger der ersten Schmuckfeder ein, und trägt eventuell schon Merkmale jener Feder in sich ? Ist die im ersten Winter entstehende Schmuckfeder in Bezug auf die Schmuckfedereigenschaften einfacher gebaut, als in den folgenden Jahren und ergeben sich eventuell noch Altersunterschiede in späteren Jahren zwischen den verschiedenen Schmuckfedern ?

B. Die makroskopische Analyse der Federn

Um die durch natürliche Mauser aus der 13. Schwungfederpapille entstehenden Federn des Unterarmes darzustellen, wurden folgende Federn untersucht:

Mehrere Schmuckfedern adulter Mandarinmännchen.
Mehrere Schmuckfedern vom ersten Winter.
Zwei Sommerfedern adulter Männchen.
Zwei Sommerfedern juveniler Männchen.
(Ich bezeichne hier die im ersten Sommer und Winter auftretenden Federn als juvenil, die in den folgenden Jahren als adult.)
Mehrere Federn adulter Weibchen der Mandarinenten.
Eine dreizehnte Schwungfeder eines Brautentenmännchens im Prachtkleid.

13. Schwungfedern von anderen Anatiden, bei denen diese Federn optisch nicht differenziert sind.

Als Norm für eine Schwungfeder aus diesem Gebiet wurde in diesem Kapitel und in den folgenden die Feder eines Schnatterenmännchens nach der Flügelmauser genommen, da sie einfarbig grau ist und besondere optische Differenzierungen nicht erwartet zu werden brauchen.

1. *Die Gestalt des Schaftes*

Im Vergleich zur Schnatterentenfeder zeigen sich bei der Schmuckfeder folgende gestaltliche Unterschiede: Die Innenfahne ist stark verbreitert. Ihre einzelnen Rami sind so gekrümmt, dass ihre Spitzen zur Federbasis und nicht nach distal weisen. (Abb. 8.)

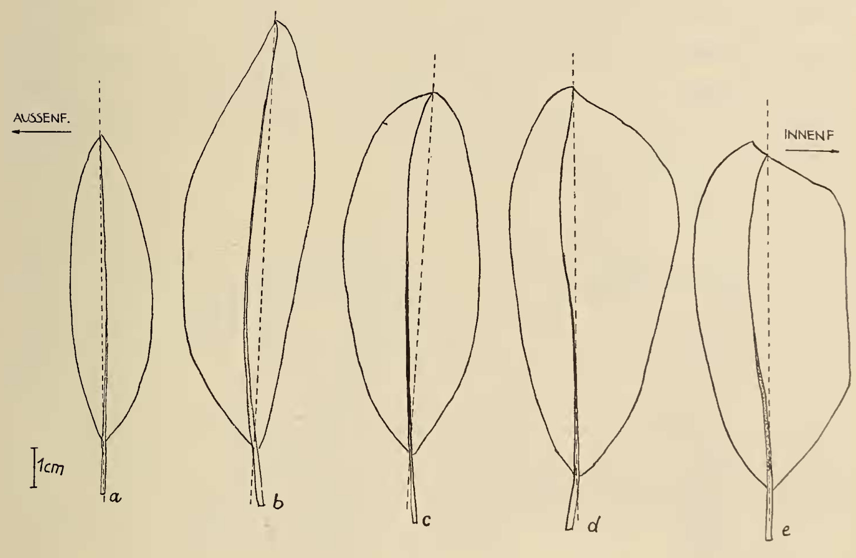


Abb. 7.

Krümmung des Schaftes verglichen mit einer durch Spitze und Basis des Schaftes gelegten Achse.
a) Moorente; *b)* Schnatterente ♂; *c)* Mandarinente ♂ juv. Sommer; *d)* Mandarinente ♂ ad. Sommer; *e)* Mandarinente ♀.

Die Aussenfahne ist gegenüber der Sommerfeder und normalen Schwungfeder verschmälert. Eine Gerade, durch Spitze und Basis einer Schwungfeder gelegt, weicht nicht sehr stark vom Verlauf des Schaftes ab.

Tabelle 1.

Schaftlängen der 13. Schwungfeder des Unterarmes bei Aix galericulata L.

	mit Federspule	ohne Federspule
Juv. Sommerfeder ♂	—	93 mm
Adult. Sommerfeder ♂	114 mm	98 mm
Adult. Feder des ♀	111 mm	78 mm
Juv. Schmuckfeder ♂	88,5; 93; 100; 110 mm	73,5; 78; 95 mm
Adulte Schmuckfeder ♂	94; 96; 92,5 mm	80,5; 82,5; 77,5 mm

Der Schaft der adulten Sommerfeder des Männchens beschreibt gegenüber dieser Achse im distalen Federteil eine Krümmung gegen die Aussenfahne (Abb. 7 *a*, *b*).

Bei der Schmuckfeder verschiebt sich die Krümmung zur Aussenfahne noch mehr auf den distalen Bereich der Feder, im proximalen Bereich krümmt sich der Schaft dagegen stark zur Innenfahne, so dass der Schaft dieser Feder gegenüber der durch ihn gelegten Achse als eine Kurve mit einem Maximum und einem Minimum erscheint. (Abb. 8.)

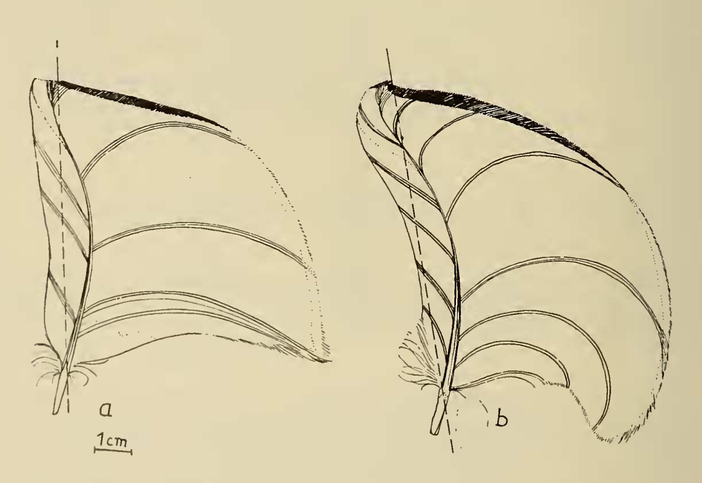


Abb. 8.
Krümmung des Schaftes bei der juvenilen *a)* und adulten Schmuckfeder *b)*.

Der Grad der Krümmung des Schaftes ist ziemlich variabel. Sie ist bei der juvenilen Schmuckfeder immer schwächer als in den späteren Schmuckfedergenerationen. Die Feder, bei der die Ab-

weichung von einer Geraden am stärksten ist, sie ist die in Abb. 8 *b* dargestellte, bezeichne ich als optimal in Bezug auf die Ausbildung des Schmuckfedertypus. Es handelt sich hierbei um die Feder eines älteren Männchens.

Der Schaft der Weibchenfeder gleicht dem der Sommerfeder des Männchens. In Bezug auf dieses erste besprochene Merkmal sind sich diese beiden Federn sehr ähnlich. Auch in Bezug auf die Kontur der Federn gleichen sich die adulte Sommerfeder und die Weibchenfeder. Bei beiden wird im Gegensatz zur juvenilen Sommerfeder, deren Gestalt elliptisch ist, der Federumriss eher eckig. Die Spitze der Feder fällt beim Weibchen nicht mit der Schaftspitze zusammen, sondern liegt im distalen Teil der Aussenfahne, ein Merkmal, dass man bei juvenilen und einigen adulten Federn wiederfinden kann.

Die Länge des Schaftes ist bei allen untersuchten Schmuckfedern geringer als bei der juvenilen und adulten Sommerfeder. Dabei ist der Schaft der juvenilen Schmuckfeder oft länger als der der adulten Schmuckfeder. Vielleicht darf diese Eigenschaft als ein Element der Übergangsphase zwischen undifferenzierter Konturfeder und optimaler Schmuckfeder gedeutet werden. Die juvenile Sommerfeder ist im Durchschnitt 5 mm kürzer als die adulte. Obwohl die Feder des Weibchens, wie schon oben erwähnt, der adulten Sommerfeder des Männchens ähnlich sieht, steht sie in ihren Längenmassen zwischen dieser Feder und der juvenilen Schmuckfeder, ein Zeichen für ihre morphologische Ähnlichkeit mit der Schmuckfeder. (Tab. 1.)

Durch die Krümmung des Schaftes bei der Schmuckfeder nimmt die Verkürzung gegenüber der Sommerfeder noch zu, so dass der Unterschied der Sehne zwischen Schmuckfeder und adulter Sommerfeder bis 18 mm beträgt.

2. *Der Winkel Schaft/Ramus*

Ein weiteres charakteristisches Merkmal der Schmuckfeder ist die Stellung ihrer Rami zum Schaft: Bei einer relativ symmetrisch gebauten inneren Schwungfeder sind die Winkel zwischen Schaft und Ramus distal sehr spitz. Sie werden gleichmässig gegen die Basis zu stumpfer und zwar sowohl bei Innen- wie auch Aussenfahne. Das Gleiche trifft zu für die Feder des Mandarinweibchens

und die juvenile und adulte Sommerfeder des Männchens. Demgegenüber zeigen die optimalen Schmuckfedern folgende Unterschiede ihrer Innenfahne: Die distalen Rami haben eine Winkelstellung, die stumpfer ist als bei der Sommerfeder. Der Winkel nimmt bis zu dem Punkt zu, wo die durch Anfang und Ende des Schaftes gelegte Achse diesen schneidet. Von diesem Punkt an bis zur Mitte des Schaftes wird der Winkel wieder spitzer und von der Mitte des Schaftes bis zur Basis zunehmend stumpfer. Diese eigentümliche Änderung der Winkel ist sicher mitbedingt durch die S-förmige Krümmung des Schaftes.

Bei der juvenilen Schmuckfeder sind die Winkel Ramus/Schaft ähnlich der adulten. Die Rami stehen jedoch im ganzen hier enger als bei der Adultfeder, was darauf hinweist, dass die juvenile Schmuckfeder einer in Bezug auf die Schmuckfedereigenschaften undifferenzierten Konturfeder nähersteht als die adulte.

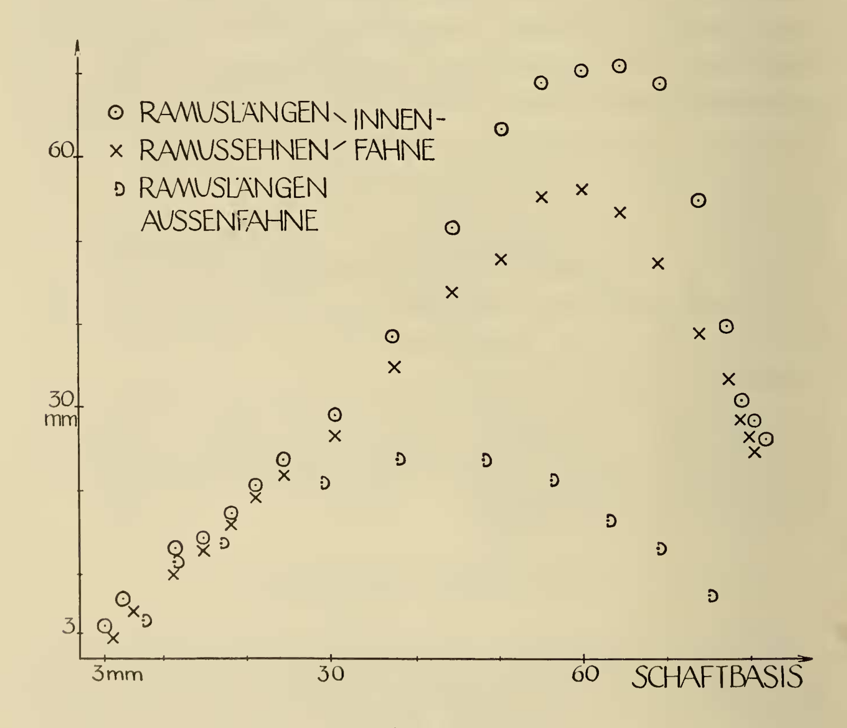


Abb. 9.
Mandarinente ♂ ad. Schmuckfeder. Vergleich der Ramuslängen und Sehnen von Innen- und Aussenfahne mit steigender Entfernung der Ansatzstellen der Rami von der Schaftspitze. Ordinate: Ramuslängen und Sehnen. Abszisse: Achse des Schaftes.

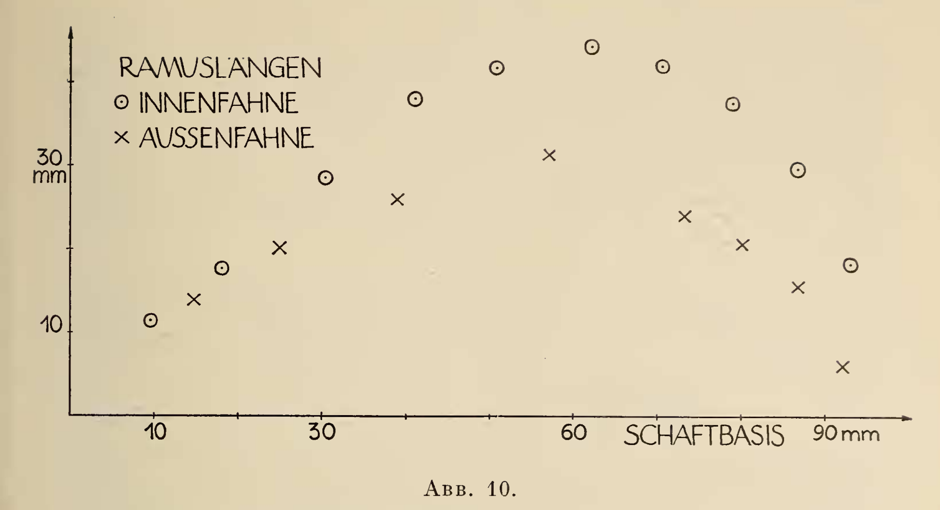


Abb. 10.

Mandarinente ♂ ad. Sommerfeder. Vergleich der Ramuslängen von Innen- und Aussenfahne. Ordinate und Abszisse wie Abb. 9.

3. *Die Länge und Krümmung der Rami*

Wie schon oben gesagt, wird die Gestalt der Innenfahne der Schmuckfeder durch die Länge und Krümmung der Rami bestimmt. Ich mass die Ramuslängen in Abständen von je 20 Rami von der Spitze der Feder an gerechnet an vergrösserten Projektionszeichnungen und zwar bei drei adulten und zwei juvenilen Schmuckfedern. Die gewonnenen Werte wurden in ein Koordinatennetz eingetragen, auf der Abszisse die Rami in ihrer Entfernung von der Federspitze gerechnet, auf der Ordinate die dazugehörigen Längen der Rami. (Abb. 9.) Bei allen untersuchten Schmuckfedern steigen die Kurven für die Ramuslängen von der Spitze steil an. Sie haben ihr Maximum im zweiten Drittel der Feder, um von da an sehr steil abzufallen. Die Rami der optimalen Schmuckfeder sind am längsten (in Abb. 9 dargestellt), die der anderen untersuchten Schmuckfedern liegen etwas unter diesem Wert. Die Rami der juvenilen Federn sind etwas kürzer, jedoch ist ihre Differenz zu den adulten Federn nicht so gross, dass man daraus einen allgemeinen Unterschied juvenil/adult ableiten könnte. Es scheint mir eher, dass die Variationsbreite für die Ramuslängen der Schmuckfedern sehr gross ist.

Ausser der ungewöhnlichen Länge der Rami der Innenfahne fallen diese durch ihre sehr starke Krümmung gegen basal auf. (Sie wurde bestimmt als Differenz zwischen der Länge des Ramus und der Länge der durch Spitze und Basis des Ramus gelegten Sehne.) Die Krümmung ist am stärksten bei der optimalen adulten Schmuckfeder. Sie ist bei allen untersuchten adulten Schmuckfedern stärker als bei den juvenilen.

Wie weit entsprechen nun die Rami der aus der gleichen Federpapille hervorgehenden adulten Sommerfeder diesen Ramustypen ? Zeichnet man ihre Längen wie bei der Schmuckfeder in ein Koordinatennetz, so zeigt sich eine Kurve, die ähnlich, aber flacher verläuft wie jene der Schmuckfeder. (Abb.10.) Gleiches trifft zu für die Feder des Weibchens. Dagegen liegen die Werte für die Federn anderer untersuchter Entenarten unter den Werten, die für die adulte Sommerfeder gefunden wurden. Meistens sind sogar die Innenfahnen bei jenen Federn schmäler als die Aussenfahnen. Es zeigt sich hier ein weiteres Merkmal der Ähnlichkeit der Sommerfeder des Männchens und der Feder des Weibchens mit der Schmuckfeder.

Auf der Aussenfahne sind die Rami der Schmuckfeder gegenüber der Schwungfeder der Schnatterente, der adulten Sommerfeder des Männchens und der Feder des Weibchens verkürzt. Sie sind sogar kürzer als die Rami der juvenilen Sommerfeder.

Die Kombination dieser Verkürzung der Rami mit der engen Winkelstellung bewirken die ungewöhnliche Schmalheit der Aussenfahne bei der Schmuckfeder.

In diesem Zusammenhang ist es interessant, dass auch die inneren Schwungfedern des Brautentenmännchens im Prachtkleid eine Verbreiterung der Fahnen aufweist, die auf einer Verlängerung der Rami im distalen Federteil beruht. Die Verbreiterung ist aber hier auf der Aussenfahne intensiver als auf der Innenfahne. Diese Verbreiterung tritt bei der Brautente auf der 12. Schwungfeder des Unterarmes stärker auf, als auf der 13. Es scheint also, dass die Tendenz zur Verbreiterung der Federn im inneren Flügelgebiet ein gattungstypisches Merkmal ist, wenn sie dabei auch auf verschiedene Fahnen verteilt sein kann.

4. *Die Dichte der Rami bei Innen- und Aussenfahne*

Zählt man bei einer Schnatterentenfeder die Rami, die eine bestimmte Längeneinheit am Schaft ausfüllen und vergleicht diese

Zahl mit der für die gleiche Schaftstrecke gezählten Rami der optimalen Schmuckfeder, so ergibt sich für die letztere eine sehr starke Vermehrung der Rami der Innenfahne. In Abb. 11 sind die

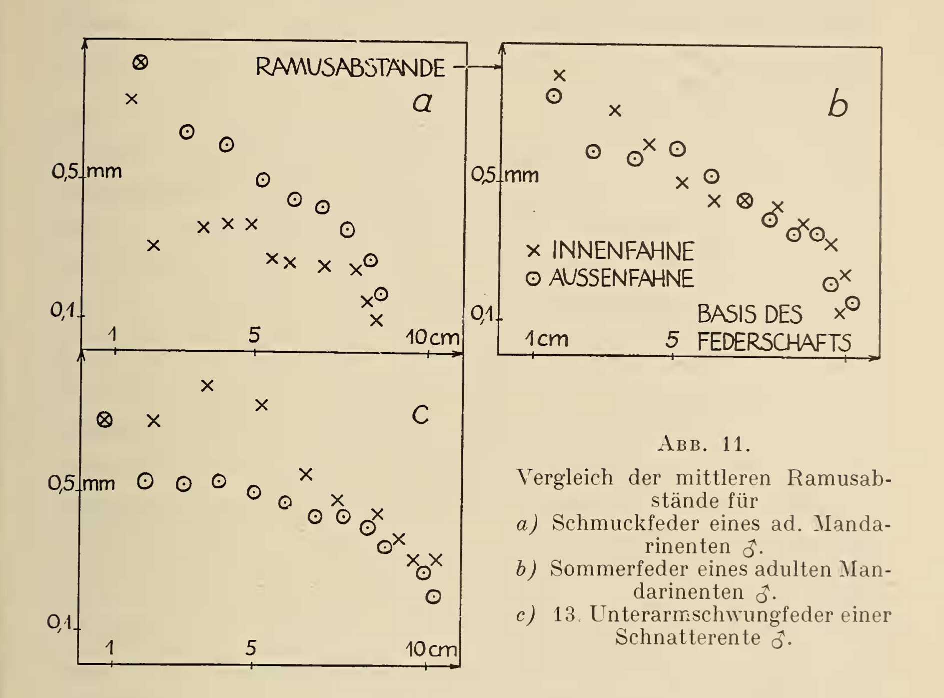


Abb. 11.

Vergleich der mittleren Ramusabstände für
a) Schmuckfeder eines ad. Mandarinenten ♂.
b) Sommerfeder eines adulten Mandarinenten ♂.
c) 13. Unterarmschwungfeder einer Schnatterente ♂.

Abstände je zweier Rami, das heisst, die Länge von einer dorsalen Ramuskante bis zur nächsten am Punkte der Vereinigung der Rami mit dem Schaft in ein Koordinatennetz auf der Ordinate eingetragen. (Dieser Abstand zweier Rami wurde auf folgende Weise bestimmt: Es wurde mit dem Stechzirkel unter schwacher Binokularvergrösserung die Länge gemessen, die von 20 Rami am Schaft eingenommen werden. Die gewonnene Länge wurde durch 20 dividiert und auf diese Weise ein Mittelmass erhalten.) Der mittlere Ramusabstand ist umgekehrt proportional der Dichte, in der die Rami am Schaft stehen. Die Abszisse stellt die Achse des Schaftes dar.

Für die Aussenfahne der Schmuckfeder ergibt sich eine starke Abnahme der Ramusabstände von der Spitze der Feder bis zur Basis, das heisst, die Rami stehen an der Spitze viel weniger dicht als an der Basis. Das Kurvenbild ist dem der Aussenfahne der

Sommerfeder des Männchens und dem der Schnatterentenfeder sehr ähnlich. (Abb. 11 *a*, *b*, *c*.) Ganz andere Verhältnisse zeigt die Innenfahne der Schmuckfeder: Von der Federspitze an zeigt sich eine sehr starke Abnahme der Ramusabstände. In der Mitte der Fahne werden die Abstände wieder grösser, um zur Basis wieder sehr abzufallen. Dieses Kurvenbild ist durch Messungen an mehreren Federn gesichert.

Die Gesamtzahl der Rami der Innenfahne beträgt bei der optimalen Schmuckfeder 277, bei den anderen untersuchten adulten Schmuckfedern 250—260. Die Ramizahl der Aussenfahne beträgt sowohl bei der optimalen Schmuckfeder als auch bei den anderen adulten Schmuckfedern 190—195. Die Gesamtzahl der Rami der juvenilen Schmuckfedern liegt ebenfalls bei 250—260 für die Innenfahne und 190—195 für die Aussenfahne. Das Bild der Innenfahne der Schnatterente (Abb. 11 *c*) zeigt eine viel geringere Radiendichte als dasjenige der Schmuckfeder. Die Innenfahne der adulten Sommerfeder steht in der Radiendichte zwischen der der Schnatterente und derjenigen der Schmuckfeder.

Geht man im Vergleich der Kurvenpunkte für Aussen- und Innenfahne aus von der Normalschwungfeder über die adulte Sommerfeder zur Schmuckfeder, so zeigt sich folgendes: Bei der Schwungfeder liegen die Kurvenpunkte für Innen- und Aussenfahne sehr weit auseinander (Abb. 11 *c*). Die Kurvengestalt der Sommerfeder wird durch Verschiebung der Kurvenpunkte der Aussenfahne nach oben und die der Innenfahne nach unten erreicht. Die Feder wird symmetrisch (Abb. 11 *b*). Durch noch weiteres Verschieben der Kurvenpunkte der Aussenfahne nach oben und der der Innenfahne nach unten wird die stark asymmetrische Bildung der Schmuckfeder erreicht (Abb. 11 *a*). Im Laufe der Untersuchung der Feinstrukturen der Federn hat sich jedoch ergeben (Kap. III B 1), dass die adulte Sommerfeder den undifferenziertesten Konturfedertypus darstellt, und dass sowohl Schmuckfeder als auch Schwungfeder als differenziertere Bildungen anzusprechen sind. So ist auch im Vergleich der Ramusdichten auszugehen von der symmetrischen Gestaltung der adulten Sommerfeder, während die der Schmuckfeder und Schwungfeder in verschiedenen Richtungen divergieren (vgl. Discussion von Kap. III B1).

Discussion und Zusammenfassung

Die Schmuckfeder eines adulten Mandarinentenmännchens zeigt folgende Abweichungen von einem Typus der Schwungfeder dieser Zone:

1) Verkürzung der Gesamtfeder. 2) Krümmung des Schaftes und sehr starke Veränderung der Abgangswinkel der Rami. 3) Verlängerung der Rami der Innenfahne und Verkürzung der Rami der Aussenfahne. 4) Steigerung der Dichte der Innenfahne, die zu Asymmetrieverhältnissen führt, die das Gegenteil einer Normalschwungfeder dieser Zone sind.

Einzelne dieser Eigenschaften lassen sich bis zur juvenilen Sommerfeder verfolgen: Die Krümmung des Schaftes ist schon bei dieser Feder festzustellen, und verstärkt sich in einer Reihe von der Sommerfeder des adulten Männchens über die Feder des Weibchens, die juvenile Schmuckfeder zur optimalen Schmuckfeder. Erste Anzeichen der besonderen Gestalt zeigen sich bei der adulten Sommerfeder des Männchens. Auch die Verlängerung der Rami findet man in Ansätzen bei der adulten Sommerfeder. Die charakteristischen langen Rami treten jedoch nur bei der Schmuckfeder, und zwar sowohl der juvenilen als auch adulten, auf. Die Krümmung der Rami der Innenfahne findet sich in schwacher Form bei der juvenilen Schmuckfeder. Sie erreicht jedoch erst ihr Maximum an Intensität bei derjenigen Schmuckfeder des adulten Männchens, die schon wegen der Krümmung des Schaftes als optimal bezeichnet wurde.

C. Die mikroskopische Analyse der im makroskopischen Vergleich besprochenen Federn

Der Vergleich der verschiedenen Erscheinungstypen, die sich für die Schmuckfeder, die adulte und juvenile Sommerfeder des Männchens, die entsprechende Feder des Weibchens der Mandarinenten und die der Schnatterente aus gleichem Gebiet ergeben haben, führt zu der Frage, was das Studium der feineren Strukturen zum Verständnis der makroskopischen Abweichungen beiträgt. Dabei interessiert vor allem die Sonderstellung der Schmuckfeder. Da sie

der Schnatterentenfeder, die ich als Schwungfedertypus gewählt habe, anlagemässig homolog ist, ist anzunehmen, dass schwungfedertypische Differenzierung in der Festigkeitsstruktur der Schmuckfeder in abgewandelter Form erwartet werden darf.

Im weiteren stellt sich die Frage, ob und in welcher Art die anderen Federn der Mandarinenten aus gleichem Gebiet, ihrer makroskopischen Ähnlichkeit der Schmuckfeder entsprechend, mikroskopisch mehr der Schmuckfeder ähneln oder dem Schwungfedertypus.

1. *Das Mittelgebiet der Innenfahne*

Im Folgenden wird vor allem das mittlere Gebiet der Innenfahne berücksichtigt, da in diesem Teile der Schmuckfeder die Abwandlung in Bezug auf die Federform von einem Schwungfedertypus makroskopisch am stärksten ist.

Untersucht wurden die Schmuckfeder in der optimalen Ausbildung (s. S. 499), die im Sommer erscheinende Feder des juvenilen und adulten Männchens, die entsprechende Feder des Mandarinentenweibchens und die an gleicher Stelle stehende Feder der Schnatterente.

Zur Untersuchung der Rami und Radien wurden aus jeder der fünf verglichenen Federn vier benachbarte Rami herausgeschnitten, die für alle Federn den gleichen absoluten Abstand von der Schaftspitze hatten. Drei dieser Rami wurden für die Analyse jeweils in vier Teile geteilt und quer zur Achse des Ramus, quer zu den Hakenradien und quer zu den Bogenradien geschnitten. Die verschiedenen Ramuszonen wurden mit A, B, C, D bezeichnet, wobei A die Ramusspitze bedeutet und D das Gebiet in der Nähe des Schaftes.

Für die Analyse der Radien wurde der 4. Ramus in acht gleiche Teile zerlegt. Trotz der grösseren Länge der Schmuckfederrami bleiben durch diese Zerlegung die einzelnen Teilstücke bei den verschiedenen Federn vergleichbar.

Da aus den entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten von Lillie und Juhn (1932-41) hervorgeht, dass die Differenzierung eines Ramus von Aussen nach Innen verläuft, beschreibe ich die Rami und Radien von der Spitze (Gebiet 1 und A) ausgehend bis zur Vereinigung der Rami mit dem Schaft (Gebiet 8 und D).

Aus dem Gebiet 1 und 8 wurden nach Möglichkeit alle Radien präpariert und reihenweise auf Objektträger gelegt, dagegen wurden

aus dem mittleren Gebieten nur einzelne Radien präpariert, da sich erwies, dass Strukturänderungen in mittleren Teilen der Rami sehr gering sind.

Der Bau der Rami

a) *Schmuckfeder.*

Der 5 bis 10 mm lange Spitzenteil der Rami ist weiss gefärbt. Die Querschnitte in dieser Ramuszone fallen durch eine leichte Verbreiterung der dorsalen Kante auf. (Abb. 12 *a.*) Diese Ver-

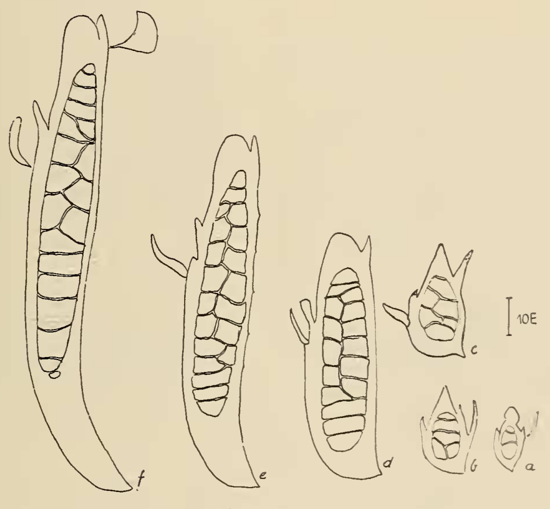


Abb. 12.

Schmuckfeder. Querschnitt durch einen Ramus der Mitte der Innenfahne. *a)-b)* Weisspitze; *c)-f)* Orange, Gebiet A-D.

breiterung verliert sich jedoch basal der Ramusspitze an der Stelle, wo die Hamuli der Distalradien sich differenzieren. Die dorsale Kante wird hier sehr scharf. (Abb. 12 *b.*) Die ventrale Ramuskante läuft falzartig aus und ist zur Distalfahne hin abgebogen. Der Ansatz der Distal- und Proximalradien liegt in diesem Weissgebiet ventraler als in weiter innen liegenden Gebieten. Mit dem Übergang zur Orangepigmentierung verschiebt sich die Ansatzstelle der Hakenradien nach dorsal. Gegenüber den Hakenradien liegen bei den Bogenradien die Ansatzstellen bedeutend weiter ventral, für

das mittlere Ramusgebiet etwa in der Mitte des Ramus, für das Gebiet D etwas dorsal der Ramusmitte. Verfolgt man die Querschnitte des Ramus von der Spitze nach innen, so nimmt ihre dorso/ventrale Ausdehnung erheblich zu. Dabei ist an dieser Ausdehnung in der Hauptsache der ventrale Teil der Rinde beteiligt. (Abb. 12 *f*). Dieser lange Querschnitt des Ramus und die kompakt ausgebildete ventrale Kante sind offensichtlich darauf angelegt, dem ganzen Gefüge der Innenfahne die nötige Stabilität zu verleihen.

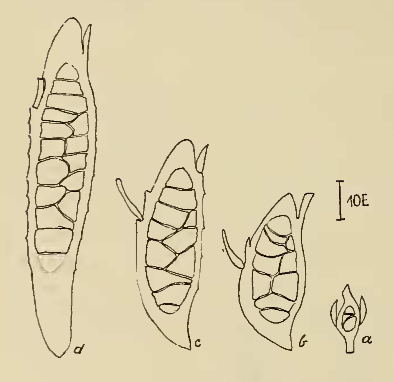


Abb. 13.

Sommerfeder des adulten Männchens. Querschnitte durch einen Ramus aus der Mitte der Innenfahne. *a)-d)* Gebiet A-D.

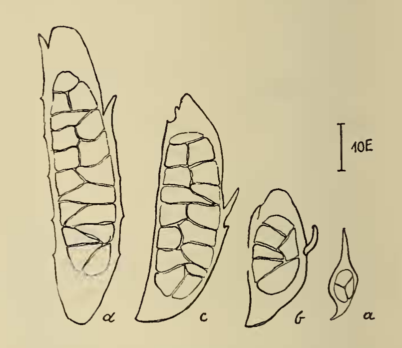


Abb. 14.

Schnatterente ♂ 13. U'Armschwungfeder. Querschnitte durch einen mittleren Ramus der Innenfahne. *a)-d)* Gebiet A-D.

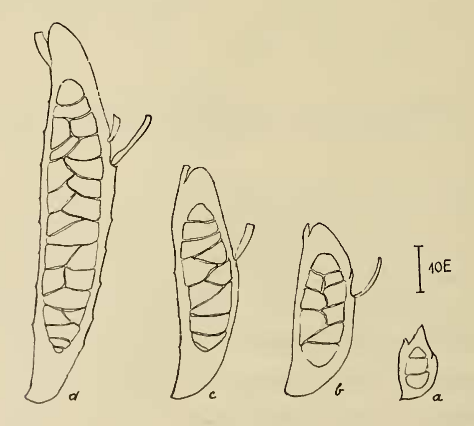


Abb. 15.

Mandarinente ♂ juv. Sommerfeder. Querschnitte durch einen mittleren Ramus der Innenfahne. *a)-d)* Gebiet A-D.

b) *Adulte Sommerfeder.*

Die äusserste Spitze der Sommerfeder des adulten Männchens ist im Querschnitt ähnlich gestaltet wie jene der Schmuckfeder. Die inneren Teile des Ramus sind jedoch in ihrer dorso/ventralen Ausdehnung kürzer als die der Schmuckfeder, und es fehlt die bei der Schmuckfeder im Weissgebiet ausgebildete scharfe dorsale Kante. (Vergl. Abb. 12 *b* mit Abb. 13 *b*.) Aus Abb. 13 *d* ist ersichtlich, dass die bei der Schmuckfeder nach distal weisende ventrale Kante bei der Sommerfeder, vor allen Dingen in der Nähe des Schaftes, schwächer ausgeprägt ist.

c) *Juvenile Sommerfeder.*

Der Ramus der juvenilen Sommerfeder entspricht in seiner Gestalt dem Bau der Sommerfeder des adulten Männchens. Die Querschnitte sind in weiter innen liegenden Teilen des Ramus etwas länger als die der adulten Sommerfeder. Eigenartigerweise schwanken die Längenwerte der Querschnitte verschiedener Rami aus gleichem Gebiet für die juvenile Sommerfeder viel stärker als für die adulte. In der grösseren dorso/ventralen Ausdehnung der Querschnitte im Vergleich zur adulten Sommerfeder zeigt sich, dass die juvenile Sommerfeder als Vorgänger der Schmuckfeder schon Merkmale dieser Feder in sich trägt. (Abb. 15 *a-d*.)

d) *13. Schwungfeder des Unterarmes des Mandarinentenweibchens.*

Auch die Rami dieser Feder gleichen denen der Sommerfeder des adulten Männchens in ihrer Gestalt. In Bezug auf ihre dorso/ventrale Ausdehnung nehmen sie jedoch eine Mittelstellung zwischen Schmuckfeder und Sommerfeder des adulten Männchens ein.

e) *Die Feder der Schnatterente.*

Die Querschnitte der Spitze sind dorsal schmal ausgezogen und enden in einer scharfen Kante. Im Mittelgebiet zeigen die Querschnitte ein ähnliches Bild wie jene der adulten Sommerfeder, nur sind sie immer kürzer und breiter. Die ganze Ramusform ist gedrungener als bei den Mandarinenten; dagegen ist die Rinde viel schmäler als bei allen untersuchten Federn der Mandarinenten aus diesem Gebiet, und der Markraum ist zur Hauptsache in der Mittelzone des Ramus breiter. (Abb. 14.)

Der Bau der Distalradien der Spitzenzone

a) *Schmuckfeder.*

Wie schon vorher erwähnt wurde, ist der Rand der Innenfahne bei der Schmuckfeder äusserst lose gestaltet. Eine Berührung der Distal- und Proximalfahnen findet erst 400 E basal der Spitze statt.

Auf Abb. 16 sieht man, dass die äussersten Distalradien viel weiter innen als die schon an der Ramusspitze erkennbaren Proximalradien ansetzen. Die ersten Distalradien, in der Zeichnung als

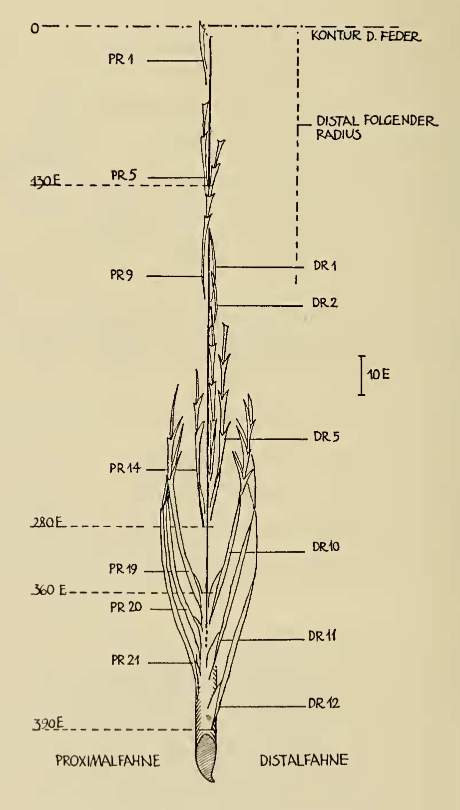


Abb. 16.

Mandarinente ♂ ad. Schmuckfeder. Spitze des Ramus im Weissgebiet der Innenfahne. Dorsale Ansicht. Die Abstände der Radien am Ramus von der Ramusspitze an gerechnet, wurden in E angegeben. Die Ramusachse selbst wurde etwas gestaucht gezeichnet.

Dr. 1, 2 bezeichnet, sind vollkommen undifferenzierte, kurze, spiessförmige Radien, die sich eng an den Ramus anschmiegen und nach dorsal weisen. Sie bilden durch die Anordnung und Struktur zusammen mit den unten zu besprechenden Proximalradien die aussergewöhnlich schmale Ramusspitze der Schmuck-

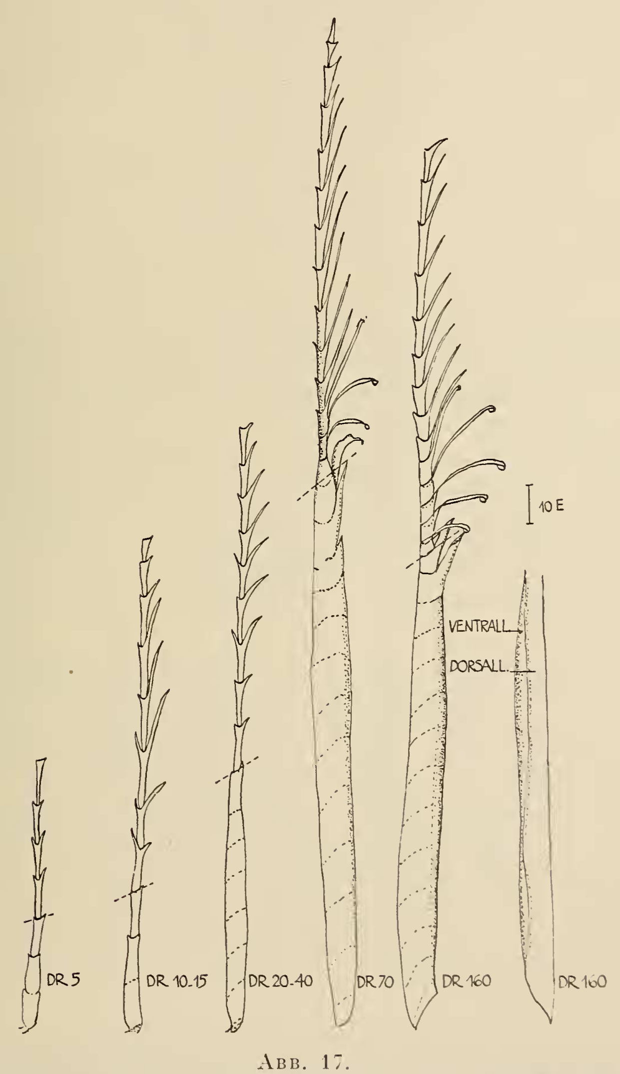


Abb. 17.

Mandarinente ♂ ad. Schmuckfeder. Mitte der Innenfahne Ausserste Distalradien von der Innenseite. DR 160 von Innen und Aussen. — Grenze Pe Basall.

feder. Vom 5. Distalradius an verbreitern sich die Proximal- und Distalfahnen symmetrisch zur Ramusachse. Dabei biegen die Pennula der Radien alle nach ventral um.

Da die Rami sich von der Spitze zur Basis der Innenfahne sehr stark verändern, gelten die hier beschriebenen Strukturen nur für den 115.-125. Ramus basal der Federspitze. In diesem Gebiet sind die Strukturänderungen der Radien an der Ramusspitze grunsätzlich gleich, wenn sich auch die Lage des Differenzierungsumschlags, bezogen auf ihre Entfernung von der Ramusspitze, etwas ändern kann.

Der 5. Distalradius hat die auf Abb. 17 dargestellte Gestalt: Das Pennulum besteht aus 4 Zellen mit ventralen und dorsalen dornartigen Fortsätzen. Die dorsalen Fortsätze sind in der Mitte des Pennuli am stärksten. Basal von diesen Zellen setzt eine Basallamelle mit nur drei Zellen ohne Fortsätze an. Im Querschnitt erscheint diese als vollkommen ungegliederte, senkrecht zur Dorsalfläche der Feder stehende Lamelle (Abb. 18 *a*). Die innen von Radius 5 ansetzenden Radien verändern Gestalt und Anzahl ihrer Pennulumzellen sehr auffällig. Die Zahl der Pennulumzellen nimmt zu und sowohl ihre ventralen als auch dorsalen Fortsätze werden länger. Die Länge des einzelnen Zellkörpers, von der apicalen bis zur basalen Zellgrenze gemessen, bleibt jedoch ziemlich konstant. Die Basallamelle verlängert sich ebenfalls, behält aber bis zum 35--40. Radius die oben beschriebene Struktur. (Abb. 17, Dr. 20—40.)

Die Gestalt der bis hierher beschriebenen Radien entspricht am ehesten den „Bürstenradien“, die Sick (1937, S. 296 ff.) für die Proximalfahne des Randes der Aussenfahne bei Schwungfedern beschreibt. Da diese bürstenartigen Bildungen bei der Schmuckfeder an Proximal- und Distalradien auftreten, ausserdem bei dem lockeren Rand der Feder eine flugfunktionelle Erklärung nicht in Erwägung zu ziehen ist, muss man diese Strukturen als optischen Differenzierungen deuten: Die vielen ventralen und dorsalen Fortsätze dienen der Bildung kleinster Oberflächen und rufen bei völligem Fehlen von Pigment den Eindruck von Weiss hervor.

Nach 40—50 Distalradien beginnen sich diese mit den Proximalradien zu verhaken. Hier beobachtet man die Differenzierung des bis hierher bürstenartigen Pennuli zur typischen Hakenradien-

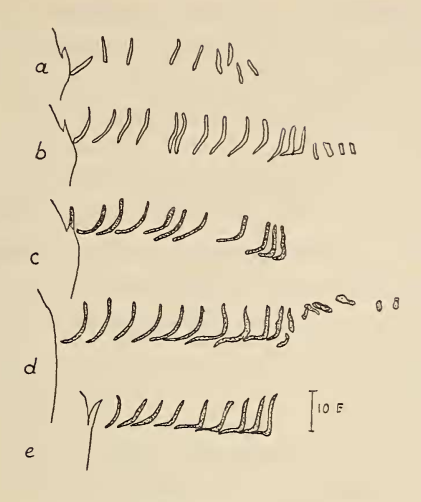


Abb. 18.

Mandarinente ♂ ad. Schmuckfeder. Ramus der Mitte der Innenfahne. Querschnitte durch die Basallamellen der Distalradien. *a)-e)* Querschnitte in steigfender Entfernung von der Ramusspitze.

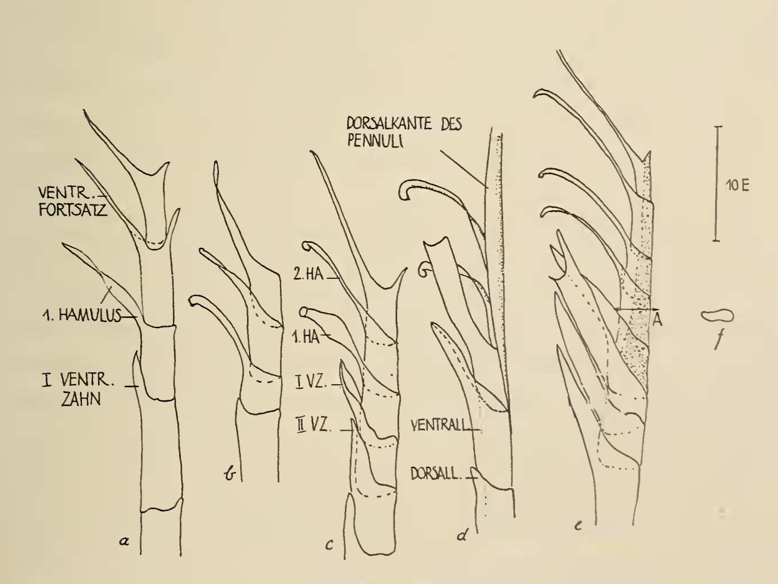


Abb. 19.

Mandarinente ♂ ad. Schmuckfeder. Ramus der Mitte der Innenfahne. *a)-d)* Differenzierung von Distal- zu Hakenradien. *e)* "Versteifung„ des Hamulusgebietes. *f)* Querschnitt durch A in *e)*.

struktur: Man sieht auf Abb. 19 *a*, *b*, wie der ventrale Fortsatz der an basaler Stelle des Pennuli stehenden Zelle sich leicht krümmt, und in einem stumpferen Winkel zur Achse des Pennuli steht, als die Fortsätze der apical von ihm stehenden Zellen. In den schaftwärts folgenden Radien biegt der Fortsatz der basalen Zelle noch weiter um, so dass es zur Bildung eines Hamulus kommt, ausserdem vollziehen die 2. bis 4. apical am Radius folgenden Zellen die Krümmung ihres ventralen Fortsatzes zu einem Hamulus. Parallel mit dieser Umwandlung des Zellfortsatzes vollzieht sich diejenige des Zellkörpers: Während die Pennulumzellen mit noch nicht zu Hamuli differenzierten ventralen Fortsätzen keilförmig aneinandergefügt sind, verläuft die Zellgrenze der Hamulizellen von apical/ventral nach basal/dorsal, wie es der Vergleich von Abb. 19 *a* mit Abb. 19 *c* zeigt. Die Zellen fügen sich hier nicht frei aneinander, sondern die apicale Zellgrenze einer basaleren Zelle überragt jeweils die apical davon liegende Zelle ein wenig, so dass die Zellen wie ineinandergeschachtelt erscheinen.

In dieser Zone verlängert sich das Pennulum sowohl durch Vermehrung seiner Zellzahl als auch durch Längenzunahme der Zellen. Die ventralen Fortsätze werden länger als im ausserhalb der Verhakungszone liegenden Ramusteil (Abb. 17, Dr. 70).

Beim 65—70. Radius basal der Ramusspitze tritt an der Basis des Pennuli eine schwach orange Pigmentierung auf. Diese dehnt sich in den mehr innen liegenden Radien auf die apicalen Teile des Pennuli und auf die Basallamelle aus. Die gleiche Gesetzmässigkeit des Pigmentierungsumschlages findet man beim Übergang weiss/samt beim Stockentenspiegel. Diese beiden Beobachtungen lassen darauf schliessen, dass das Mittelgebiet des Radius besonders leicht auf den Einfluss der Einlagerung von Pigment reagiert. Mit diesem Übergang von den farblosen Radien, die durch ihre Länge und Fortsatzbildung den Eindruck von „Weiss" hervorrufen, zu den orange pigmentierten Radien beobachtet man folgende Umwandlung ihrer Strukturen: Das Pennulum (ich betrachte hier nur die Zellen apical der Hamuli) welches in seiner grössten Ausdehnung im Weissteil aus 14 Zellen besteht, verkürzt sich sowohl durch Längenreduktion der Zellen als auch durch Verminderung der Zellenzahl (Abb. 17, Dr. 160). Während die Länge der Zellen im Weissgebiet untereinander ziemlich gleich ist, ist bei den orange Radien ein grosser Unterschied der Längen apicaler und basaler Zellen zu beobachten:

Die Zellen im basalen Teil des Pennulums verkürzen sich intensiv. Dagegen bleiben die Zellen im apicalen Teil des Pennuli ziemlich gleich wie im Weissteil des Ramus. Die ventralen Fortsätze, der Pennulumzellen werden in basaler Richtung des Radius stetig länger, so dass der ventrale Fortsatz der an basalster Stelle stehenden Pennulumzelle jeweils am längsten ist (Abb. 17, Dr. 160).

Die orange Färbung des ganzen Radius tritt 100 Radien schaftwärts der Pigmentierung des Mittelstücks auf. Die Strukturumwandlung des Pennuli dagegen ist 200 Radien basal der ersten Pigmentierungsstelle beendet. Obwohl also der Übergang von weiss zu orange parallel mit der Strukturänderung verläuft, vollzieht sich der Umschlag der Pigmentierung in einem kürzeren Gebiet am Ramus als der Umschlag der Zellstrukturen. Die Hamuli verändern sich beim Übergang weiss/orange nicht wesentlich. Jedoch ändert sich die Struktur ihres Zellkörpers: Verfolgt man Querschnittsbilder der Hakenradien vom Weissgebiet durch die Übergangszone zum Orangegebiet, so sieht man, dass die Querschnitte der Hamuluszellen im Weissgebiet ein Rhomboid mit sehr scharf ausgebildeten Ecken darstellen (Abb. 18 *b*), die Querschnitte in der Orangezone dagegen eine rundliche Form mit einer dorsalen Verdickung und einer deutlichen Einschnürung in der Mitte aufweisen (Abb. 19 *f*). Diese Einschnürung sieht man im Totalpräparat jeweils in der Mitte der Hamuluszellen. Die funktionelle Deutung dieser Verhältnisse folgt auf S. 517 bei der Besprechung der Torsionsverhältnisse.

Die Differenzierung der ventralen Zähne (sie wird erst an dieser Stelle besprochen, da die Differenzierung über die Grenze weiss/orange hinausgeht) vollzieht sich auf folgende Weise: In der Zone, in welcher die Rami sich noch nicht gegenseitig berühren, ist die Grenze Basallamelle/Pennulum dadurch charakterisiert, dass basal der Pennulumzelle, die noch einen deutlichen ventralen Fortsatz trägt, eine Zelle folgt, deren apicale Zellgrenze nicht gekerbt, sondern abgerundet ist, und die an der dorsalen und ventralen Kante etwas breiter als die apicaleren Zellen ist (Abb. A, Dr. 5). In der Zone der Differenzierung der Hamuli wird die ventrale Kante dieser Zelle etwas verdickt (Abb. 19 *b*). Bei den nach Innen folgenden Radien bildet sie einen röhrenförmigen Fortsatz, der die Hamuluszelle 1 kapselförmig umschliesst (Abb. 19 *a*). Beim schaftwärts folgenden Radius ist dieser Fortsatz, den man ab hier als

ventralen Zahn bezeichnen muss, frei von der Achse der Basallamelle abgebogen. Am gleichen Radius erscheint in der basal vom ventralen Zahn 1 liegenden Zelle der 2. ventrale Zahn als schwacher Fortsatz und Aufbiegung (Abb. 19 *c*). (Diese Stadien der Zahnbildung folgen nicht immer kontinuierlich aufeinander, doch beobachtet man in einem Gebiet von 5 Radien die oben beschriebene und auf Abb. 19 gezeigte Succession). Schaftwärts am Ramus folgen Radien, die drei, vier bis im Maximum fünf ventrale Zähne tragen. Dabei ist der an apicaler Stelle stehende ventrale Zahn I oder II oft an seiner Spitze sehr breit und eingebuchtet, wie es Abb. 19 e zeigt.

Sick (1937) zeigt in seiner Arbeit über die Struktur der Schwungfeder, dass die ventralen Zähne die Funktion haben, den Abstand der Hakenradien untereinander aufrecht zu erhalten. Er versucht, die Struktur der ventralen Zähne nach verschiedenen Elastizitätsgraden vergleichend zu ordnen. Vergleicht man die für die Schmuckfeder gefundenen Gestalten der ventralen Zähne mit den von Sick für die einzelnen Schwungfedern gezeigten Typen, so sind jene der Schmuckfeder am ehesten mit den für die Schwungfedern der Falken dargestellten Formen zu vergleichen. Sick deutet diesen Typus der ventralen Zähne als einen „elastisch-festen" Typus. (Sick 1937, S. 282.) Bei der Schmuckfeder wird also zur Stabilisierung der breiten Fahne eine ähnliche Form der ventralen Zähne entwickelt, wie man es sonst nur bei hochdifferenzierten Schwungfedern findet. Die Zone der Differenzierung der ventralen Zähne erstreckt sich auf ungefähr 90 Radien. Die ersten Ansätze zur ventralen Zahnbildung sind 15 Radien proximal der Ramusspitze zu beobachten, fünf ventrale Zähne findet man erst bei Radius 105 bis 110. Der erste ventrale Zahn gelangt jedoch in dieser Differenzierungszone nie bis an den ersten Hamulus und auch schaftwärts von Radius 120 erreicht er mit seiner Spitze nur selten den Hamulus 2.

Wenige Radien innen vom Ort der ersten gegenseitigen Verhakung der Rami werden die Basallamellen sehr lang und übertreffen noch die Masse vom Pennulum (Abb.17, Dr. 70). Sie verkürzen sich erst beim 160. Radius.

Die dorso/ventrale Ausdehnung wird vom 50. Radius an grösser, wie man es im Vergleich der Abb. 17, Dr. 40 mit Abb. 17, Dr. 70 sieht. Apical und ventral an der Basallamelle sieht man eine

Knickstelle, durch welche sich die Gliederung in Dorsal- und Ventrallamelle andeutet (Abb. 17, Dr. 70). Beim Übergang zum Orangegebiet des Ramus nimmt die Ventrallamelle im apicalen Teil der Basallamelle zu, wird im Mittelteil der Basallamelle schmäler, um sich apical der Vereinigung des Radius mit dem Schaft noch etwas intensiver auszubuchten. Betrachtet man einen Radius dieser Zone im Totalpräparat direkt von dorsal, so erhält man das gleiche Bild wie auf den Schnitten, nämlich eine zweimal nach aussen vorspringende Ventrallamelle (Abb. 17, Dr. 160).

Da die Torsionsverhältnisse der Radien für den Zusammenhalt eines Federgefüges und für dessen optische Wirksamkeit sehr wichtig sind, sollen sie an dieser Stelle für die Spitzenzone besprochen werden: Die ersten wenig differenzierten Distalradien der Spitze (Abb. 16, Dr. 1—Dr. 3) umschliessen in ihrem Ansatz halbröhrenförmig die distale Ramusseite und sind daher bei dorsaler Ansicht nur von ihrer dorsalen Innenseite sichtbar. Mit Differenzierung der Radien in Pennulum und Basallamelle (Abb. 16, Dr. 5), drehen sich die Dorsalkanten des Pennuli etwas nach innen, so dass bei dorsaler Ansicht die Aussenseite des Pennuli sichtbar wird. Vom 10. Radius an wird, da die Radien weniger kapselförmig den Ramus umschliessen, der basale Teil der Basallamelle von aussen sichtbar. Die Dorsalkante der Basallamelle wendet sich jedoch gegen aussen, so dass die Basallamelle von dorsal nur als schwache Linie erscheint. Wahrscheinlich wird durch diese dünnen Linien der Weisseffekt verstärkt. Im Orangegebiet stehen im Gegensatz zum Weissteil die Radien so dicht, dass die ganze Ventrallamelle von dem spitzenwärts benachbarten Radius überdeckt wird. Beim ersten ventralen Zahn dreht sich die Dorsalkante des Pennuli nach aussen und wendet sich im apicalen Teil der Hamuluszone wieder nach innen und dorsal zurück. Durch diese Torsion und Rücktorsion des Pennuli ist dessen ganzer Mittelteil von dorsal sichtbar. Er liegt mehr ventral als Basis und Spitze des Pennuli. Die Hamuli, die von der Torsion des Mittelteiles ergriffen werden, weisen auf diese Art viel mehr nach innen als nach aussen, wie es Abb. 46 zeigt. Genau diese tordierte Zone weist die auf S. 515 beschriebene dorsale Verdickung des Zellkörpers auf. Eventuell handelt es sich hier um eine besondere Festigungsstruktur im Ansatzpunkt der Hamuli. Diese Zone am Radius interessiert aber noch durch ein weiteres Merkmal: Dieser durch die Torsion von

seiner Breitseite sichtbare Teil des Pennul ist bei dorsaler Ansicht immer am intensivsten pigmentiert. Man kommt daher zu der Annahme, dass hier eine Kombination von Festigkeitsstruktur und optischer Struktur vorliegt.

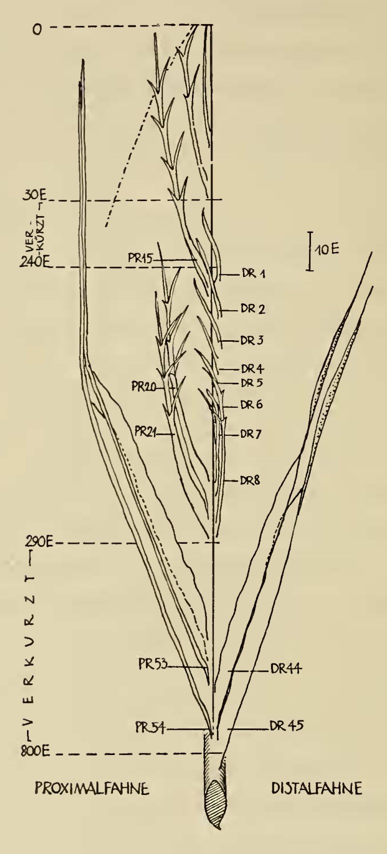


Abb. 20.

Mandarinente ♂ ad. Sommerfeder. Ramus der Mitte der Innen fahne. Ausserste Spitze von dorsal gesehen. Ramusachse gestaucht, Radienabstände in E angegeben.

b) *Die Sommerfeder des adulten Männchens.*

Der Rand der Sommerfeder des adulten Männchens ist wie derjenige der Schmuckfeder äusserst lose gestaltet. Die Radienfahnenen sind hier weniger schmal als bei der Schmuckfeder.

Diese Verbreiterung der Rami der Sommerfeder wird aber nicht bewirkt durch eine gleichmässige Verbreiterung der beiden Radienfahnen, sondern die Proximalfahne erreicht schon beim 2. Radius basal der Spitze eine Breite, wie man sie für die Schmuckfeder erst beim 15. Proximalradius basal der Spitze findet, während die Distalradien an der Spitze reduziert sind. Aus dieser asymmetrischen Ramusspitze lässt sich die verschiedenartige Federkontur erklären: Während bei der Schmuckfeder der Rand der Feder in dieser Zone in einem Winkel von 90 Grad zu den Achsen der Ramusspitzen steht, bildet bei der Sommerfeder der Rand der Feder mit den Spitzen der Rami einen Winkel von etwa 45 Grad. (Gestrichelte Linie in Abb. 16 und 20.)

Die ersten Distalradien beobachtet man 200—240 E basal der Ramusspitze. Sie sind kurz, spiessförmig und weisen keinerlei Differenzierungen ihrer Zellen auf. Nach 5—10 Radien beginnen

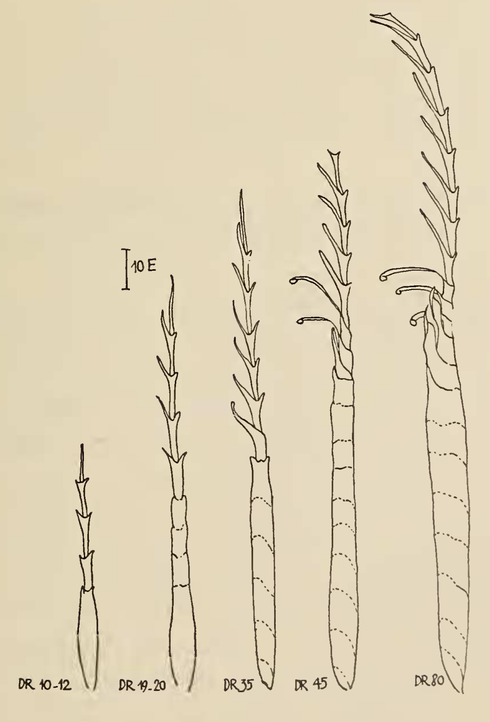


Abb. 21.

Mandarinente ♂ ad. Sommerfeder. Ramus der Mitte der Innenfahne. Distalradien der Ramusspitze von Aussen.

sie sich in Pennulum und Basallamelle zu differenzieren. Ihre Gestalt ist gleich wie die der Schmuckfedern in diesem Gebiet. Nur sind sie braun pigmentiert, wobei die Pigmentierung des Radiusmittelstückes am intensivsten ist.

Beim etwa 20. Radius bahnt sich ein Unterschied zu den entsprechenden Radien der Schmuckfeder an: Das Pennulum ist bei den Radien der Sommerfeder gegenüber der Schmuckfeder verkürzt und die ventralen Fortsätze sind weniger ausgeprägt. (Vergl. Abb. 17 mit 21.) Die Basallamelle ist für diese ersten Radien nicht eine flache Lamelle wie bei der Schmuckfeder, sondern bildet eine nach aussen geöffnete Hohlkehle, die eine Differenzierung in Ventral- und Dorsallamelle zum mindesten in Ansätzen zeigt. Vom 40. bis 50. Radius basal der Ramusspitze beginnt die Ventrallamelle an der Basis der Basallamelle mit einer schwachen Krümmung und Aufbiegung, um sich dann zum apicalen Teil der Basallamelle hin zu verstärken. Erst in schaftwärts gelegenen Radien der hier untersuchten Spitzenzone wird durch die Basallamelle ein Abschluss gegen den apicalen Teil der nach aussen folgenden Basallamelle erreicht. Die schwache Ausbildung der Ventrallamelle im basalen Teil der Radien hat zur Folge, dass zwischen jeweils zwei Radien eine Lücke besteht.

Die Differenzierung der Hamuli beobachtet man beim 35. bis 40. Radius. Das Pennulum besteht hier aus 8 Zellen, deren ventrale Fortsätze alle kürzer sind als die entsprechenden der Schmuckfeder. Die Hamulibildung vollzieht sich auf grundsätzlich gleiche Art, wie bei der Schmuckfeder. Da jedoch die ventralen Fortsätze bei der Sommerfeder kürzer sind, als die in inneren Radien an gleicher Stelle gebildeten Hamuli, muss ausser der Umbiegung zu Hamuli noch eine Verlängerung derselben erfolgen. Es werden in diesem Spitzengebiet bis zu drei Hamuli gebildet, die in stumpferen Winkel zur Achse des Pennulums stehen als bei der Schmuckfeder.

Auch die Bildung der ventralen Zähne vollzieht sich auf gleiche Weise wie die Bildung der ventralen Radien der Schmuckfeder; nur ist die Zone ihrer Differenzierung hier viel kürzer als dort. Die Zahl der gebildeten ventralen Zähne ist niedriger als bei der Schmuckfeder, auch sind sie schmäler als bei jener Feder.

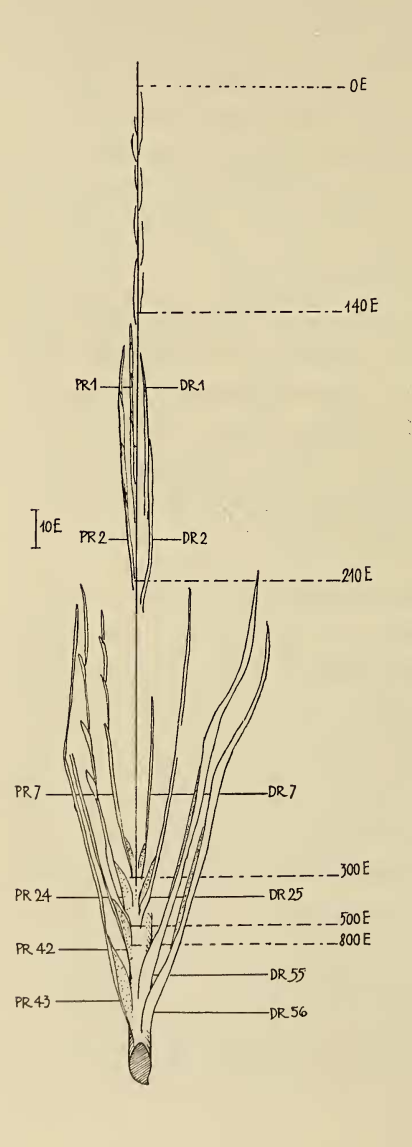
Die Abb. 17 und Abb. 21 zeigen die Radien entsprechender Gebiete der Spitzenzone in gleichen Proportionen. Die Radien beider Federn verlängern sich von *a* bis *d*, *e*. Die Längenzunahme

ist jedoch bei der Schmuckfeder viel intensiver als bei der Sommerfeder. Bei der Schmuckfeder findet sich ein deutliches Längenmaximum beim 80. Radius. Schaftwärts dieser Stelle verkürzen sich die Radien wieder. Auch bei den Radien der Sommerfeder verlängern sich die Radien bis zum 80. Radius, sie behalten aber für das ganze hier beschriebene Spitzengebiet diese grösste Länge bei.

Die Stellung der Radien zur Ramusachse und zur Dorsalseite der Feder ist für die ersten 8 Radien dadurch charakterisiert, dass diese über die dorsale Kante des Ramus nach proximal umbiegen (Abb. 20). Vom 10. bis zum 30. Radius hört diese Drehung nach proximal auf, die Radien stehen jedoch so, dass nur der dorsale Teil der Innenseite des Radius sichtbar ist. Mit der Ausbildung der Hamuli und der Differenzierung der Basallamelle dreht sich letztere sehr stark nach innen, so dass die Ventrallamelle bei dorsaler Ansicht von aussen sichtbar wird. Diese Stellung der Basallamelle sieht man auch auf den Schnittbildern auf Abb. 31. Diese Schrägstellung der Basallamelle findet man bei der Schmuckfeder in diesem Gebiet nicht. Im Basalteil des Pennuli findet eine ähnliche Torsion wie bei der Schmuckfeder statt, doch 1. ist sie viel schwächer als bei der Schmuckfeder, 2. wendet sich der Mittelteil des Pennuli bei dieser Torsion nicht nach ventral wie dort, 3. ist die bei der Schmuckfeder erwähnte charakteristische Rücktorsion des Pennuli hier weniger intensiv.

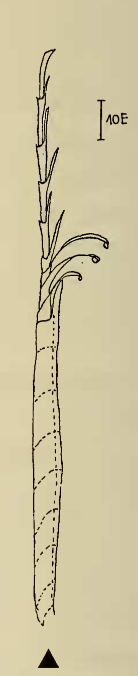
c) Die juvenile Sommerfeder des Männchens der Mandarinente. Auch bei dieser Feder ist der Rand der Innenfahne sehr locker gebaut. Die Ramusspitze ist ausserordentlich dünn. Bis etwa 150 E basal der Spitze sind sowohl Proximal- als auch Distalradien der Radiuslängsachse so angeschmiegt, dass sie den Eindruck erwecken, als seien sie mit dieser verwachsen (Abb. 22). Schaftwärts dieser Zone verlängern sich sowohl Distal- als auch Proximalradien, wobei die Distalradien viel kürzer sind, als die Proximalradien. Die Differenzierung der Hamuli und die Verlängerung der Radien erfolgt auf gleiche Weise wie bei der adulten Sommerfeder, nur sind sie hier kürzer als dort. Es ist vor allem die Gestalt des Pennuli, die sich von der adulten Sommerfeder und der Schmuckfeder unterscheidet: Vom 20. bis 25. Radius basal der Spitze besteht es aus wenigen langen Zellen, deren ventrale Fortsätze unregelmässig gebaut sind und der Achse des Pennuli dicht anliegen, wie es

Abb. 23 zeigt. Erst vom 60.—70. Radius wird ihre Stellung regelmässiger. Diese Ungleichheit der ventralen Fortsätze der Spitzenzone scheint mir ein typisch juveniles Merkmal zu sein, denn man findet weder bei der adulten Sommerfeder, noch bei der Schmuckfeder eine derartige Unregelmässigkeit der ventralen Fortsätze der Spitzenzone.



◀ Abb. 22.

Mandarinente ♂ juv. Sommerfeder. Spitze eines mittleren Ramus der Innenfahne von dorsal gesehen. Ramusachse gestaucht.



▲ Abb. 23.

Mandarinente ♂ juv. Sommerfeder. Ramus der Mitte der Innenfahne. 60. Distalradius basal der Ramusspitze.

Die Zahl der ventralen Zähne erhöht sich bis auf drei. Ihre grösste Länge kann 10 E betragen. Dieser Längewert liegt weit unter dem für die adulte Feder. Die Basallamelle bildet im ganzen Spitzengebiet eine nach aussen geöffnete Hohlkehle. Eine Gliederung in Dorsal- und Ventrallamelle konnte für dieses Gebiet nicht gefunden werden.

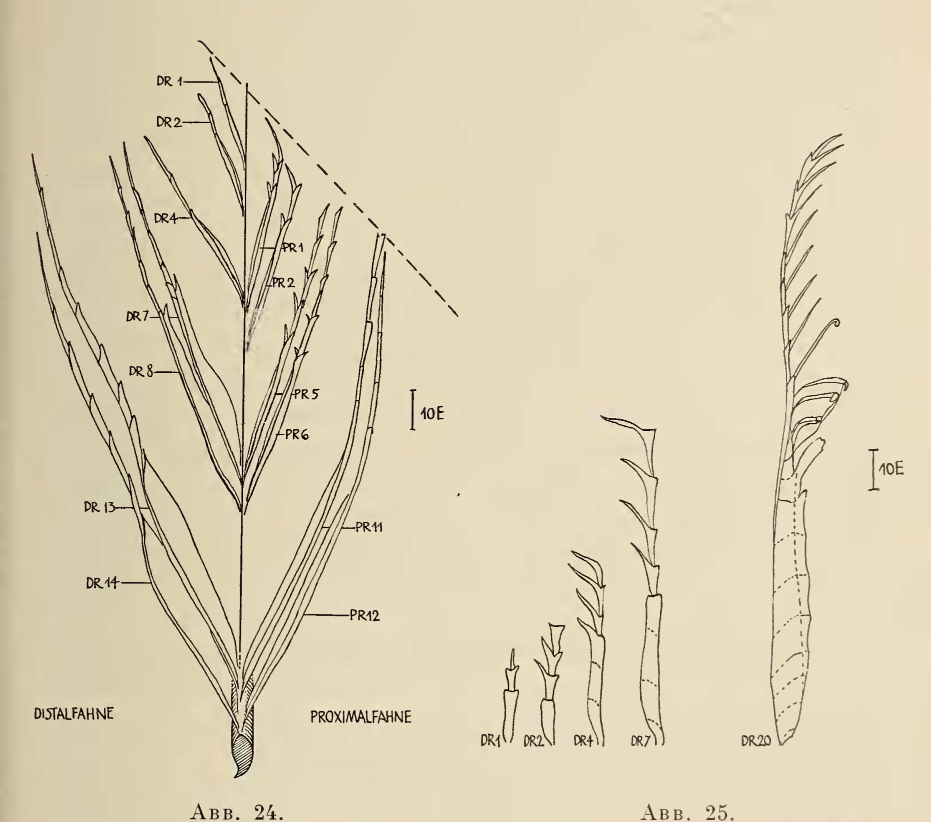


Abb. 24.
Mandarinente ♀. Ramus aus der Mitte der Innenfahne. Spitze des Ramus von dorsal. Ramusachse nicht gestaucht. - Kontur der Feder.

Abb. 25.
Mandarinente ♀. Ramus der Mitte der Innenfahne. Erste Radien basal der Ramusspitze. DR 1-7 von Aussen. DR 20 von Innen.

Die Torsion ist bis 300 E basal der Ramusspitze gleich wie bei der adulten Sommerfeder, nur fehlt hier die dort beschriebene Umbiegung der Radien über die dorsale Ramuskante nach proximal. (Auf die symmetrische Anordnung der Distal- und Proximalradien

wird in der Discussion eingegangen werden.) Basal dieser Region wendet sich im Ansatz der Basallamelle am Ramus die Dorsalkante der Basallamelle etwas nach aussen.

d) *Feder des Weibchens der Mandarinenten.*

Im Gegensatz zu den Spitzenzonen, die bis hierher beschrieben wurden, wirkt der Rand der Innenfahne der Feder des Weibchens der Mandarinenten wie abgeschnitten. Dies hat seine Ursache in folgender mikroskopischer Struktur der äussersten Radien: Erstens stehen die Distal- und Proximalradien in solch einem stumpfen Winkel vom Ramus ab, dass sie sich schon nach wenigen Radien berühren und in der für die Verhakung notwendigen Stellung zueinander liegen. Zweitens vergrössern sich die von aussen nach innen aufeinanderfolgenden Distal- und Proximalradien derartig, dass sie nach wenigen Radien eine Länge erreichen, die für die ganze Spitzenzone gleich bleibt. Der erste Distalradius besteht aus zwei Pennulumzellen und einer grossen Basallamellenzelle (Abb. 24, 25, Dr. 1). Die einzellige Struktur der Basallamelle ist ein Zeichen dafür, dass die Gliederung der Radien in Einzelzellen ein Vorgang ist, der sekundär der Ausbildung der typischen Struktur erfolgen kann (siehe S. 538). Die Zellen des Pennuli der nächstfolgenden Radien sind durch lange ventrale Fortsätze ausgezeichnet, die annähernd in rechtem Winkel zur Achse der Pennuli stehen (Abb. 25, Dr. 1, 2, 4, 7). Vom 7. bis 10. Distalradius basal der Spitze werden die ventralen Fortsätze kürzer, um weiter schaftwärts mit dem Längerwerden des Pennuli gleichmässig wieder länger zu werden. Die langen ventralen Fortsätze scheinen mir typisch für die Randstruktur der weiblichen Feder zu sein; bei mehr schaftwärts stehenden Radien erhalten sie eine Struktur, die man auch bei der Sommerfeder des adulten Männchens findet.

Bis zum 50. Radius erfolgt die Differenzierung von ventralen Fortsätzen zu Hamuli. Dabei steht der apicalste von ihnen in einem sehr engen Winkel zur Achse des Pennuli, wie es bereits für die apicalen Zähne der Schmuckfeder beschrieben wurde (siehe S. 520).

Die Differenzierung und Gestalt der ventralen Zähne entspricht der Sommerfeder des adulten Männchens.

Beim an apicalster Stelle stehenden ventralen Zahn wird die Basallamelle geknickt und so die Differenzierung in Ventral- und

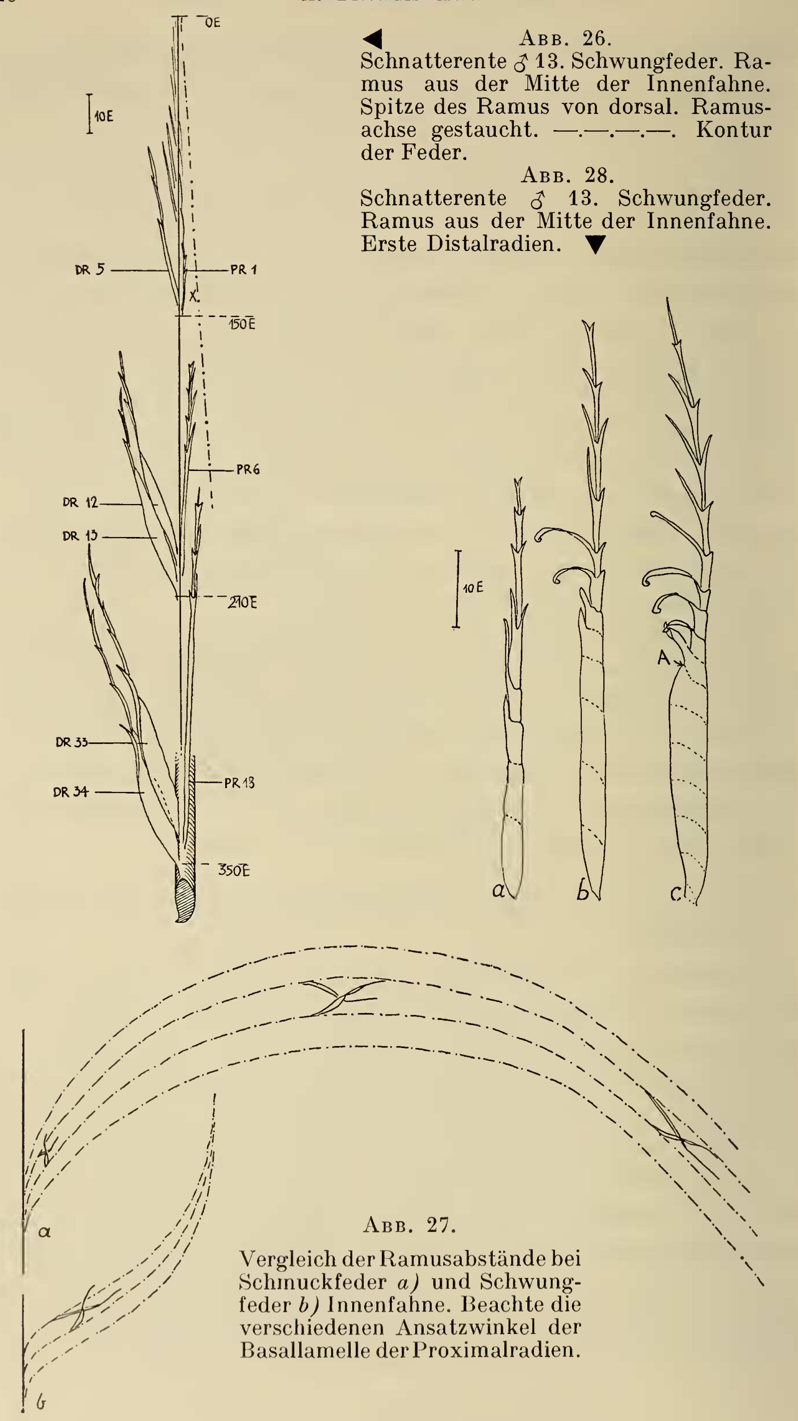
Dorsallamelle erreicht. Die Ventrallamelle verbreitert sich vor jeder Zellgrenze, so dass ihre ventrale Kante bis auf den basalen Teil eine Wellenlinie bildet, wie es Abb. 25 zeigt.

In der Zone der Radien 1 bis 10 findet eine Torsion der Basallamelle an der Basis des Radius um 45 Grad gegen aussen statt. Der ganze Radius steht auf diese Weise fast senkrecht zur dorsalen Hakenradienfläche des Ramus (Abb. 24). Mit der Differenzierung der Basallamelle und des Hamulusteiles rückt diese Torsionsstelle nach apical bis zum ersten ventralen Zahn, wie es Dr. 13, 14 auf Abb. 24 zeigen. Die Innenseite des Pennuli liegt durch diese Torsion fast parallel zur Dorsalfläche der Feder. Die Torsion ist jedoch nie so stark wie bei der Schmuckfeder, ausserdem fehlt die dort beschriebene Rücktorsion des Pennuli. Während bei der Schmuckfeder das tordierte Mittelstück mehr ventral liegt, als Spitze und Basis des Radius, bleibt hier das Mittelstück des Radius in der gleichen Ebene wie Basis und Spitze, oder biegt an der Torsionsstelle nur schwach nach dorsal.

Die einzelnen Radien stehen in der Zone mit bereits differenzierten Ventrallamellen so weit auseinander, dass man die Ventrallamelle wohl sieht, dass aber zwischen je zwei Basallamellen keine Lücke mehr zu beobachten ist. Diese Dichte der Spitzenzone ist auch wieder eine Besonderheit des Randes der Feder des Mandarinentenweibchens im Vergleich zu denen im Vorausgegangenen besprochenen Federn der Männchen.

e) *Die 13. Schwungfeder des Unterarmes eines Schnatterentenmännchens.*

Der Rand der Innenfahne der an homologer Stelle wie die untersuchten Federn der Mandarinenten stehende Feder der Schnatterente ist in der distalen Hälfte der Feder scharf begrenzt. Dies hat seine Ursache in der Struktur der Ramusspitzen (Abb. 26): Während sich die Radien der Distalfahne auf einer kurzen Strecke am Ramus intensiv verlängern, bleibt die Proximalfahne für ein längeres Stück basal der Ramusspitze sehr schmal. Dieses äusserste Stück der schmalen Proximalfahnen bildet für jeden Ramus von der Ramusspitze bis zu der in Abb. 26 mitgekennzeichneten Stelle, welche die Spitze des jeweils folgenden Ramus darstellt, die scharfe Kontur der Feder. In Abb. 27 *b* wurde ein Teil des Randes der Innenfahne noch einmal im Schema gezeichnet, um den Anteil der



◀ Abb. 26.
Schnatterente ♂ 13. Schwungfeder. Ramus aus der Mitte der Innenfahne. Spitze des Ramus von dorsal. Ramusachse gestaucht. —.—.—.—. Kontur der Feder.

Abb. 28.
Schnatterente ♂ 13. Schwungfeder. Ramus aus der Mitte der Innenfahne. Erste Distalradien. ▼

Abb. 27.
Vergleich der Ramusabstände bei Schmuckfeder *a)* und Schwungfeder *b)* Innenfahne. Beachte die verschiedenen Ansatzwinkel der Basallamelle der Proximalradien.

einzelnen Proximalfahnen der äusserst eng stehenden Rami für die Randbildung der Feder darzustellen. Auf den Unterschied zu der oben beschriebenen ähnlichen Randbildung der Feder des Mandarinweibchens zu der hier dargestellten komme ich in der Discussion auf S. zurück.

Im 10. Distalradius basal der Ramusspitze folgt auf eine Basallamelle, bestehend aus drei Zellen, apical ein Pennulum, dessen Zellen in Richtung Spitze des Radius schmäler werden. Alle Radien von hier an sind kürzer als die an homologer Stelle stehenden Radien der Federn der Mandarinenten. Das Längenverhältnis von Basallamelle und Pennulum ist immer ungefähr 1 zu 1, während es bei den Mandarinenten in der Spitzenzone sehr stark wechselt.

Die dorsalen Fortsätze, die durch die Reibung mit der darüber liegenden Feder zur Festigung des Federgefüges beitragen (Sick 1937), sind intensiver als bei den Radien der Mandarinente ausgebildet. Sie sind am längsten in der 3. und 4. Pennulumzelle basal der Radiusspitze. An dieser Stelle muss die Fühlungnahme mit der darüberliegenden Feder am intensivsten sein, da hier das Pennulum am stärksten nach dorsal aufgebogen ist.

Die Differenzierung der Hamuli beginnt beim 15. bis 20. Distalradius basal der Ramusspitze. Ihre Zahl wächst in der hier untersuchten Zone bis auf 4 an. Mit der Bildung des ersten Hamulus differenziert sich die Basallamelle in die ventralen Zähne und die Dorsal- und Ventrallamelle. Es werden in diesem Gebiet 2 bis 3 lange ventrale Zähne ausgebildet, die bis zum 3. Hamulus reichen. Der 3. oder 4. ventrale Zahn erscheint als eckiger Vorsprung der Basallamelle basal von den beiden ersten. Die Ventrallamelle, die beim Radius 25 noch als gerade Lamelle vorhanden ist, zeigt bei mehr schaftwärts stehenden Radien basal vom 3. ventralen Zahn eine Einbuchtung. Sie ist bei allen Radien der Schnatterente vorhanden, konnte jedoch bei keiner der Mandarinentenfedern festgestellt werden (Abb. 28).

Die Basallamelle zeigt in Querschnitten in der Nähe der Ramusspitze, entsprechend der weit aussen liegenden Differenzierung der Hamuli, schon eine Gliederung in Ventral- und Dorsallamelle. Die Basallamellen bilden auf diese Weise bereits bei den ersten Radien der Innenfahne ein festes Gefüge (Abb. 30 *b*).

Die Distalradien an der Spitze des Ramus stehen in ähnlicher Weise, wie es auf S. für die Feder des Weibchens der Mandarinenten

beschrieben wurde. Die Torsionsverhältnisse eines ausdifferenzierten Hakenradius bei dorsaler Ansicht zeigt Abb. 29.

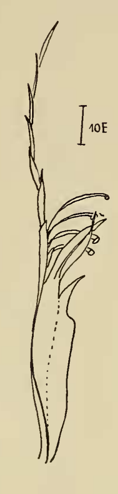


ABB. 29.

Schnatterente ♂ 13. Schwungfeder. Ramus aus der Mitte der Innenfahne. Ausgebildeter Hakenradius von dorsal.

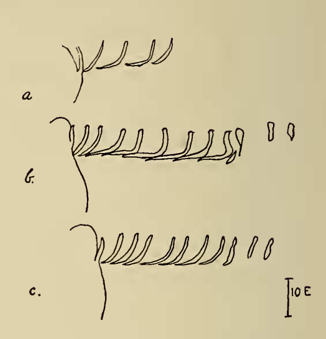


ABB. 30.

Schnatterente ♂ 13. Schwungfeder. Ramus aus der Mitte der Innenfahne. Querschnitte durch die Basallamellen der Distalradien. *a)* Spitze; *b)* Mitte; *c)* Basis des Ramus.

Die Distalradien der Mittelzone

a) *Die Schmuckfeder.*

Bei der Schmuckfeder scheint mir das Mittelgebiet in seinen Veränderungen besonders wichtig, da es die Funktion hat, die Fahne in ihrer ganzen Breite zusammenzuhalten.

Das Pennulum ist im Gebiet 2 und 3 (siehe Abb. 1) am längsten (Tab. 2). Es wird von dieser Zone an bis zur Vereinigung des Ramus mit dem Schaft regelmässig kürzer. Die Gestalt der ventralen Fortsätze ist im Mittelgebiet des Ramus die gleiche wie in inneren Teilen der Spitzenzone. Die dorsalen Fortsätze sind in der ganzen Ramusmitte relativ kurz. Sie bilden dornartige Fortsätze der Pennulumzellen. Die Hamuli, vor allem der an apicalster Stelle stehende, sind von ungewöhnlicher Länge. Vergleichende Messungen ergeben, dass die Länge für den apicalsten Hamulus in der zum Federrand weisenden Hälfte des Ramus grösser ist als in der zwischen Fahnenmitte und Schaft liegendem (Tab. 3). Die vier

TABELLE 2.

Längenmasse der Radien für die Mittelzone der Innenfahne Distalradien in E [*1* E = 4 μ]

Gebiet	Schmuckf. ♂	Sommerf. adult. ♂	Sommerf. juv. ♂	Feder des ♀	Schnatter-ente
a) *Pennulum.*					
weiss	120				
1					
orange	95	81	80	90	63
2	101	100	83	87	90
3	100	100	80	88	90
4	97	90	80	90	84
5	90	90	76	81	73
6	70	71	67	81	73
7	70	65	54	65	69
8	40	40	36	40	55
b) *Basallamelle*					
weiss	145				
1					
orange	110	93	85	80	63
2	108	95	89	90	65
3	116	95	90	88	65
4	108	95	90	88	65
5	95	93	89	90	65
6	78	78	85	73	65
7	65	65	64	65	65
8	48	40	40	40	52

TABELLE 3.

Längenmasse für den an apicaler Stelle des Pennuli stehenden Hamulus, gemessen in E [*1 E* = *4* μ]

Gebiet	Schmuckf. ♂	Sommerf. adult ♂	Sommerf. juv. ♂	Feder des ♀	Schnatter-ente
1	27	15	16	20	12
2	29	12	18	20	17
3	30	20	20	19	21
4	27	25	19	25	22
5	27	24	19	26	19
6	26	18	18	19	21
7	25	18	16	16	18
8	17	15	15	15	11

basalen Hamuli stehen in annähernd rechtem Winkel zur Achse des Pennuli, dagegen bildet der an apicalster Stelle stehende längste Haken einen spitzen Winkel mit der Achse des Pennuli (Abb. 19). Die Basallamelle erreicht im Gebiet 3 ein deutliches Längenmaximum, um von dieser Zone an schaftwärts deutlich kürzer zu werden. Auf Querschnitten nimmt schaftwärts von der Spitzenzone die dorso/ventrale Ausdehnung zu. Die Ausdehnung der Ventrallamelle an der Basis des Ramus scheint von der Spitzenzone zur Basis des Ramus mehr und mehr abzunehmen, daher erfolgt von der 2. bis zur 8. Ramuszone der Abschluss der Distalfahne gegen ventral nur in apicalen Teilen der Basallamelle. In ihrem basalen Teil ist jeweils ein kleiner Zwischenraum zwischen zwei Radien (Abb. 18 *d*).

b) *Die Sommerfeder des adulten Männchens.*

Das Pennulum der Sommerfeder des adulten Männchens der Mandarinenten ist im Gebiet 2 und 3 gleich lang und wird von da an regelmässig kürzer (Tab. 2). Die ventralen Fortsätze sind für alle Pennulumzellen gleichmässig gebaut. Ihre Länge nimmt vom Gebiet 2 bis zum Gebiet 7 um wenige Teilstriche ab. Die Spitzenzelle zeigt im ganzen untersuchten Gebiet eine Verbreiterung, wie man sie für diejenige der Schmuckfeder beobachtet. Dorsale Fortsätze des Pennuli sind nur als schwache Vorwölbungen der Pennulumzellen zu erkennen. Sie sind weitaus stumpfer und schwächer als diejenigen der Schmuckfeder.

Die Länge der Hamuli verändert sich im Mittelgebiet nur unwesentlich. Beachtenswert erscheint es mir, dass die Radien aller Zonen am Ramus meist nur drei Hamuli tragen statt fünf, wie jene der Schmuckfeder und unten zu besprechenden Schnatterentenfeder. Die Basallamelle bleibt in ihrer Länge von der Spitzenzone bis zur Mitte des Ramus unverändert, um von da an bis zur Basis des Ramus kürzer zu werden. Wie es schon für den Spitzenbereich beschrieben wurde, ist die Gliederung der Basallamelle in Dorsal- und Ventrallamelle auch im Mittelbereich des Ramus eine sehr unvollständige. Eine eigentliche Knickbildung wird nur im apicalsten Bereich der Basallamelle erreicht. An der Basis der Radien ist zwischen den Basallamellen jeweils ein ziemlich grosser Zwischen-

raum. Der Aufbau der Basallamelle stellt bei dieser Feder somit eine starke Reduktion des schwungfedertypischen Aufbaus dar (Abb. 31 *b*).

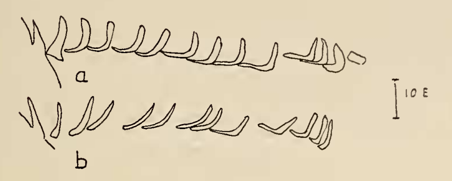


Abb. 31.

a) Mandarinente ♂ juv. Sommerfeder. Mitte eines Ramus der Innenfahne. Querschnitt durch die Basall. der Hakenradien.
b) Mandarinente ♂ ad. Sommerfeder. Mitte eines Ramus der Innenfahne. Querschnitt durch die Basall. Der Hakenradien.

Die ventralen Zähne sind in der ganzen Mittelzone länger als die der Schmuckfeder und auch spitzer. Sie reichen meistens bis zum 2. Hamulus und auch oft darüber hinaus. Im ganzen untersuchten Gebiet sind jeweils der leicht tordierte Teil des Pennuli und die Dorsalkante am intensivsten pigmentiert.

c) *Die juvenile Sommerfeder des Mandarinentenmännchens.*

Im ganzen untersuchten Gebiet ist das Pennulum der juvenilen Radien kürzer als der adulten. Die Spitzenzelle des Pennuli ist dabei meistens etwas verbreitert, wie es für die Schmuckfeder und die adulte Sommerfeder beschrieben wurde. Die Zahl der Pennulumzellen ist gegenüber der adulten Sommerfeder für jedes Gebiet geringer. Ihre ventralen Fortsätze sind in der Mitte der Feder am längsten. Wahrscheinlich ist es eine spezifisch juvenile Eigenschaft, dass vollausgebildete Radientypen erst in weiter innen liegenden Gebieten am Ramus auftreten, als bei der adulten Feder.

Die Zahl und Länge der Hamuli variiert im Mittelgebiet ziemlich stark. Es lassen sich keine ausgesprochenen Unterschiede zur adulten Feder feststellen.

Die Länge der Basallamelle ist in den äusseren Bereichen geringer als bei der adulten Sommerfeder. In der schaftwärts gelegenen Hälfte des Ramus sind die Werte für beide Federn ungefähr gleich (Tab. 2). Die Differenzierung von Ventral- und Dorsallamelle ist schaftwärts von der Mitte des Ramus intensiver als in äusseren

Gebieten. Die Basallamelle ist sogar in dieser basalen Zone am Ramus mehr differenziert als die adulte Sommerfeder. Dies würde bedeuten, dass die relativ gering differenzierte Spitze ein Merkmal der juvenilen Feder ist, dass hingegen in inneren Gebieten der Bau des Ramus und der Radien eine Mittelstellung zwischen der Schmuckfeder und adulten Sommerfeder darstellt. (Leider standen mir nicht genügend juvenile Federn zur Verfügung, um diese Stufung der Ausprägung befriedigend nachprüfen zu können.) (Abb. 31 *a*.) Die ventralen Zähne sind im allgemeinen kürzer als die der adulten Sommerfeder, doch sind sie bei den einzelnen Radien so variabel, dass eine Gesetzmässigkeit schwer feststellbar ist.

d) *Die Feder des Weibchens der Mandarinenten.*

Für die mittleren Gebiete am Ramus der Feder des Weibchens findet man eine fast vollkommene Übereinstimmung mit der Feder des adulten Männchens im Sommer. Unterschiede zu dieser Feder sind rein quantitativ. Beim Pennulum entsprechen die Längenmasse einander ungefähr. Die Basallamelle ist wie in der Spitzenzone im Mittelgebiet oft etwas kürzer gegenüber jener Feder.

e) *Die 13. Schwungfeder des Unterarmes eines Schnatterenten-männchens.*

Die Pennula der Hakenradien sind bei dieser Feder im Spitzengebiet kürzer als die der Mandarinenten. Ihre Masse ändern sich für das erste Drittel der Ramusfahne nicht, nehmen hingegen vom 2. Drittel bis zur Basis des Ramus regelmässig ab. Die ventralen Fortsätze fallen im ganzen Gebiet durch ihre Länge auf. Während die dorsalen Fortsätze an der Spitze des Pennuli nicht sehr lang sind, weisen die drei apical des Hamulusbereiches liegenden Zellen in der ganzen Ramusmitte sehr lange und breite dorsale Fortsätze auf. Die Zahl der Hamuli beträgt im Gebiet 2 bis 6 fünf, im Gebiet 7 durchschnittlich vier und im äusseren Teil von 8 drei. Obwohl ihre Längen in den einzelnen Gebieten variabel sind, setzt eine Verkürzung und Reduktion ihrer Zahl erst im Gebiet 7 ein.

Die Basallamelle zeigt im ganzen Mittelgebiet eine derartig intensive Gliederung in Ventral- und Dorsallamelle, dass es zu einem völligen Abschluss der Distalfahne gegen ventral kommt. Die dorso/ventrale Ausdehnung der Basallamellen-Querschnitte ist kleiner als bei der Schmuckfeder (Abb. 30 *b*).

Die Basis der Rami

Die Radien aller fünf hier besprochenen Federn weisen in der Zone der Vereinigung der Rami mit dem Schaft Reduktionserscheinungen auf, die im Besonderen die Hamuli betreffen. Da diese Reduktionserscheinungen keine charakteristischen Unterschiede Schwungfeder/Schmuckfeder zeigen, wurde auf diese Reduktionserscheinungen nicht näher eingegangen.

Die Proximalradien der Spitzenzone

a) *Schmuckfeder.*

Im Gegensatz zu den Distalradien reichen die Proximalradien fast bis zur Spitze des Ramus (Abb. 16). Wie bereits bei der Besprechung der Distalradien erwähnt wurde, liegen die ersten Proximalradien sehr eng an der Ramusachse und bilden so die dünnen Spitzen, die für die Rami dieser Zone der Schmuckfeder-Innenfahne charakteristisch sind. Der 15.—20. Proximalradius basal der Ramusspitze besteht aus einem Pennulum von fünf Zellen mit langen ventralen und kurzen dornartigen dorsalen Fortsätzen. Analog der für die Distalradien gegebenen Definition ist die Basallamelle dadurch charakterisiert, dass ihre Zellen sowohl auf der ventralen als auch auf der dorsalen Seite in diesem Gebiet fortsatzlos sind. Schaftwärts vom Radius 20—25 vergrössern sich sowohl Pennulum als auch Basallamelle durch Vermehrung ihrer Zellen. Die ventralen Fortsätze der Pennulumzellen werden dabei ebenso lang oder sogar länger als ihr Zellkörper. Die Radien sind hier von typischer Bürstenradienstruktur, ähnlich wie bei den Distalradien dieser Zone (Abb. 32). Dabei biegen die Pennula der Radien alle etwas nach ventral um, wie es Abb. 16 zeigt.

Vom 40. Radius basal der Ramusspitze ausgehend bis zum 70. Radius zeigt sich folgende Veränderung der Radienstruktur: Die ventralen Fortsätze legen sich eng an die Achse des Pennuli und werden bis auf die drei an basalster Stelle stehenden in apical basaler Richtung reduziert, wie es Abb. 33 *a* zeigt. In der gleichen Umwandlungszone werden die drei basalen ventralen Fortsätze etwas verkürzt und an ihrer Basis verdickt (Abb. 33 *b*). Sie bilden

die „ventralen Zähne der Bogenradien“. An der basalsten Pennulumzelle bildet sich an Stelle der dorsalen Dornen auf der dorsalen Seite eine leichte Verdickung, die in weiter innen liegenden Radien zur Bildung des dorsalen Falzes und der Widerlager führt. Im ganzen Spitzengebiet sind pro Radius ein bis zwei Widerlager gebildet. Die apicalen Grenzen der drei basalen Pennulumzellen

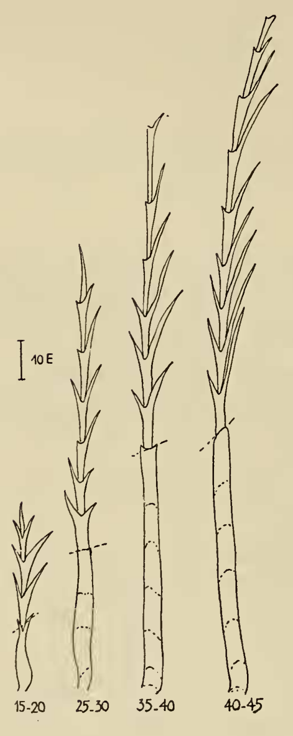


Abb. 32.
Mandarinente ♂ ad. Schmuckfeder. Mittlerer Ramus der Innenfahne. Proximalradien der Ramusspitze. Die Zahlen bezeichnen die Nummern der Radien mit steigender Entfernung von der Ramusspitze.

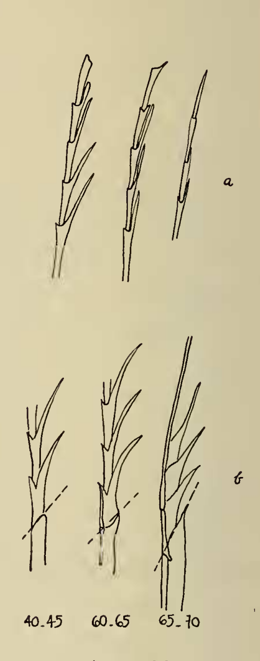


Abb. 33.
Mandarinente ♂ ad. Schmuckfeder. Mittlerer Ramus der Innenfahne. Stadien der Differenzierung von Proximal- zu Bogenradien. *a)* Spitze der Radien. *b)* Radienmitte. ——— Grenze Pe./Basall.

sind beim 70. Radius nicht mehr gekerbt, sondern ihre Zellgrenzen verlaufen von ventral nach dorsal in apical/basaler Richtung wie bei den Hamulizellen der Hakenradien. In dieser Zone bildet die an apicalster Stelle stehende Basallamellenzelle höchstens einen schwachen Fortsatz aus und niemals Fortsätze von der Grösse der

ventralen Zähne der Distalradien. Diese stufenweise Umbildung der drei an basalster Stelle des Pennuli stehenden ventralen Fortsätze zu ventralen Zähnen beweist, dass die ventralen Zähne der Bogenradien den Hamuli der Hakenradien homolog sind und nicht deren ventralen Zähnen, wie Sick (1937) annimmt (vergl. dazu Abb. 19 mit Abb. 33).

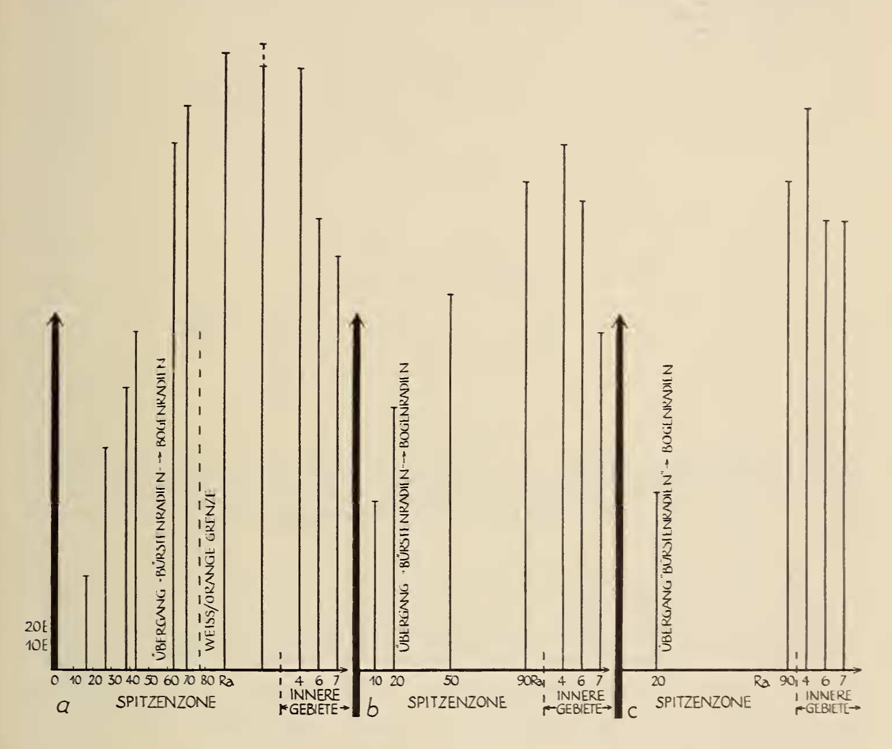


Abb. 34

Mittlerer Ramus der Innenfahne. Längenmasse der Proximalradien mit zunehmender Entfernung von der Ramusspitze. Ordinate: Radienlängen in E. Abscisse: 1. Spitzenzone Zahl der Radien von der Spitze an gerechnet. 2. Innere Gebiete Mitte jedes Ramusgebietes (s. S. 506).

a) Mandarinente ♂ ad. Schmuckfeder;
b) Mandarinente ♂ ad. Sommerfeder;
c) Schnatterente ♂ 13. Schwungfeder.

Beim Übergang von der Weiss- zur Orangezone am Ramus ändert sich die Struktur der Bogenradien nicht, nur werden sie im Gebiet innerhalb der Weisszone noch länger als sie dort schon sind (Abb. 34). Diese Länge der Bogenradien findet ihre Parallele in der

aussergewöhnlichen Länge der Hakenradien, wie es Abb. 15 zeigt. Querschnitte durch die Basallamellen der Proximalradien zeigen, dass sie im Gegensatz zu den Basallamellen der Distalradien schon im äussersten Spitzenteil des Ramus rinnenförmig gebogen sind (Abb. 35 *a*). Eine eigentliche Differenzierung in Dorsal- und Ventrallamelle ist weder im Weissteil noch im Orangeteil der Spitzen: zone festzustellen.

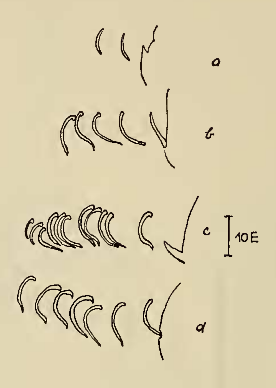


Abb. 35.

Mandarinente ♂ ad. Schmuckfeder. Mittlerer Ramus der Innenfahne. Querschnitt durch die Basall. der Proximalradien. *a) b)* Weissteil der Spitzenzone *c) d)* Orangeteil der Spitzenzone.

Durch eine Torsion der Dorsalkante der äussersten Radien nach aussen wird deren Innenseite von dorsal sichtbar. Im ganzen Weissgebiet und auch im daran anschliessenden Orangeteil bleibt diese Torsion der Basallamelle derart, dass sich ihre Dorsalkanten fast berühren, die Ventralkanten dagegen frei stehen. Diese Umordnung erklärt die in dorsaler Aufsicht erkennbare Parallelstreifung der Proximalfahne. Diese Streifung dürfte hier, wo die Rami noch relativ weit auseinanderstehen, trotz Überlagerung durch die Distalradien, mit die Seidenstruktur der ganzen Fahne verursachen.

b) *Die Sommerfeder des adulten Mandarinentenmännchens.*

Obwohl die Spitzenzone auch bei dieser Feder sehr locker gebaut ist, sind die Proximalradien im Gegensatz zu den Distalradien (siehe S. 518) von der Spitze des Ramus an zu verfolgen (Abb. 20). Das Pennulum der ersten Radien trägt von apical bis basal ventrale

dornartige Fortsätze. Diese verkürzen sich bei den weiter schaftwärts am Ramus liegenden Radien und erreichen nie die Länge der ventralen Fortsätze der Schmuckfeder. Vom 5. Radius basal der Spitze ausgehend wird bereits der Winkel der ventralen Fortsätze mit der Achse des Pennuli sehr spitz. (Bei der Schmuckfeder ist diese Erscheinung erst 45—50 Radien basal der Spitze zu beobachten.) Im apicalen Teil des Pennuli schliessen sich die ventralen Fortsätze so dicht an dieses an, dass ihre Zugehörigkeit zu den einzelnen Zellen nicht mehr klar erkennbar ist. Es scheint, dass ventrale Fortsätze basal liegender Zellen mit denen apical davon

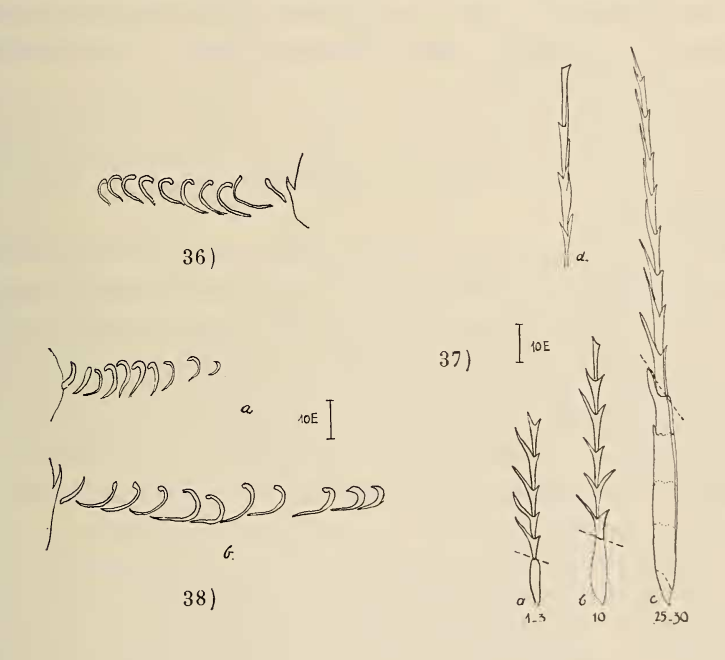


Abb. 36.

Mandarinente ♂ ad. Sommerfeder. Mittlerer Ramus der Innenfahren. Querschnitt durch die Basallamellen der Proximalradien an der Ramusspitze.

Abb. 37.

Mandarinente ♂ ad. Sommerfeder. Mittlerer Ramus der Innefahne. Differenzierung von Proximal- zu Bogenradien. *a)-c)* Ausserste Radien. *d)* Pennulum eones mehr Innenliegenden Radius. ———— Grenze Pe/Basall.

Abb. 38.

Mandarinente ♂ juv. Sommerfeder. Mittlerer Ramus der Innenfahne. Querschnitte durch die Basallamellen der Proximalradien. *a)* Ramusspitze. *b)* Mitte des Ramus.

liegenden verwachsen, eine Erscheinung, die den Schluss zulässt, dass an der Spitze eine gestaltliche Gliederung des Materials vor der eigentlichen Zellteilung stattfindet. Eine ähnliche Deutung lassen auch die Strukturänderungen der Radien anderer Spitzenzonen zu (S. 524).

Im Mittelstück der Radien 25 bis 30 bilden sich die ventralen Fortsätze der zwei basalen Pennulumzellen zu ventralen Zähnen um. Der 3. ventrale Zahn wird hier als schwacher Fortsatz der apicalen Basallamellenzelle ausgebildet. Im ganzen Spitzengebiet ist seine Ausdehnung jedoch rudimentär (Abb. 37 *c*).

Beim 50. Radius basal der Spitze ist auch die Bogenradienkrempe voll ausgebildet. Ihre Bildung erfolgt in entsprechender Weise wie bei der Schmuckfeder.

Ein Vergleich der absoluten Längen der Bogenradien, bezogen auf deren Abstand von der Ramusspitze zwischen Schmuckfeder, adulter Sommerfeder und Schwungfeder dieser Zone ist in Abb. 34 durchgeführt.

Die Querschnitte durch die Basallamellen der Sommerfeder unterscheiden sich im Spitzengebiet kaum von jenen der Schmuckfeder. Nur ist die Stellung der einzelnen Basallamellen hier eine andere als dort: Während die Radien im Weissgebiet der Schmuckfeder fast senkrecht zur Dorsalfläche der Feder stehen, stehen die Basallamellen der Sommerfeder eher schräg zu ihr (Abb. 36).

Aus diesem Grunde berühren sich bei der Sommerfeder die ventralen Kanten der Basallamellen und nicht die dorsalen wie bei der Schmuckfeder (Abb. 36).

Bei dorsaler Ansicht des ganzen Ramus sieht man, dass die Dorsalkante der Basallamelle sich an der Basis bei den ersten Radien nach aussen dreht. Durch diese Drehung wird von dorsal, also von der sichtbaren Federseite, die Innenseite der Basallamelle sichtbar. Vom etwa 60. Radius basal der Spitze wird diese Torsion in der basalen Hälfte der Basallamelle aufgehoben. Dadurch wird in diesem Teil die Dorsalkante und ein Teil der Basallamelle von ihrer Aussenseite sichtbar (Abb. 20).

Diese Stellung der Proximalradien bei der Sommerfeder zeigt, dass die intensive Umbiegung der dorsalen Kante nach aussen bei der Schmuckfeder kein allgemeines Kennzeichen der Mandarinfedern, sondern ein Merkmal der optischen Differenzierung jener Feder ist.

c) *Die Sommerfeder des juvenilen Mandarinentenmännchens.*

Bereits bei der Besprechung der Distalradien dieser Feder konnte gezeigt werden, dass die Rami an ihrer Spitze äusserst symmetrisch gebaut sind. Die Proximalradien liegen wie die Distalradien in der Zone von 0—140 E dem Ramus sehr dicht an, wie es auf Abb. 22 angedeutet ist. Die diesem äussersten Spitzengebiet nach innen folgenden Radien entsprechen in ihren Ausmassen und ihrer Gestalt den Proximalradien der äussersten Spitze der Sommerfeder des adulten Männchens. Ihre Differenzierung zu Bogenradien erfolgt auf gleiche Art, wie dort, nur liegt der Differenzierungsumschlag von bürstenradienartigen Proximalradien zu Bogenradien bei der juvenilen Sommerfeder mehr schaftwärts als bei der adulten.

Querschnitte durch die Basallamellen dieser Zone zeigen, dass im Gegensatz zur adulten Sommerfeder die für die Bogenradien charakteristische dorsale Krempe hier noch nicht so intensiv ausgebildet ist, wie bei jener Feder. Die Stellung der Basallamellen zur Dorsalfläche der Feder erinnert jedoch eher an die Schmuckfeder als an die adulte Sommerfeder, wie es Abb. 35 *a*, 36, 38 *a* zeigen.

Auf diese eigenartige Zwischenstellung der juvenilen Feder wird in der Diskussion auf S. 553 näher eingegangen werden.

d) *Die 13. Unterarmschwungfeder des Weibchens der Mandarinenten.*

Wie schon für die Distalradien gezeigt werden konnte, ist der Rand der Innenfahne dieser Feder nicht locker gebaut, sondern wirkt wie abgeschnitten. Die ersten Proximalradien setzen etwas mehr schaftwärts als die Distalradien an, also umgekehrt, wie bei den Federn der Männchen. Der erste Radius besteht aus einem langen, nicht in Zellen gegliederten Basalstück und einem senkrecht dazu stehenden Pennulumfortsatz an der Spitze des Radius (Abb. 39 *a*). Der zweite Radius besteht aus 4 Zellen, die vier lange ventrale Fortsätze tragen. Sie stehen alle in rechtem Winkel zur Achse des Pennuli. Auf der dorsalen Seite tragen diese Zellen enganliegende dornartige Fortsätze. Dieser 2. Radius mit vier Zellen hat die gleiche Länge, wie der erste ungegliederte. Dies spricht wiederum dafür, dass die Gliederung in Zellen ein Vorgang ist, der bei der Radienbildung sekundär der morphologischen Differenzierung verlaufen muss. Eine Basallamelle fehlt nach der auf S. 533 gegebenen Definition für diese ersten Radien (Abb. 39 *b*, *c*).

Abb. 39.

Mandarinente ♂. Mittlerer Ramus der Innenfahne. Proximalradien der Ramusspitze. ——— Grenze Pe./Basall.



Abb. 40.

Schnatterente ♂ 13. Schwungfeder. Mittlerer Ramus der Innenfahne. Proximalradien der Ramusspitze. ——— Grenze Pe./Basall.

Abb. 41.

Mandarinente ♀. Mittlerer Ramus der Innenfahne. Proximalradius der Spitzenzone. ——— Grenze Pe./Basall.

Wenige Radien proximal der ersten Radien differenziert sich das Pennulum zu jener Struktur, die in der Zone der Bogenradien für diese allgemein charakteristisch ist: Die ventralen Fortsätze der apicalen Pennulumzellen schmiegen sich eng an die Achse des Pennuli an. In den apicalen Gebieten des Pennuli beobachtet man oft mehr als einen Fortsatz pro Zelle, eine Erscheinung, die auch bei den Sommerfedern der adulten Männchen auftritt. Die zwei basalen Zellen des Pennuli weisen beim 12.—15. Radius die für die Bogenradien typischen ventralen Zähne auf. Basal dieser beiden Zellen findet man eine Zelle mit einem zusätzlichen ventralen Zahn, der die gleiche Struktur aufweist, wie die ventralen Zähne der Hakenradien. Er stellt eine Differenzierung der apicalsten fortsatzlosen Basallamellenzelle dar (Abb. 41). Die basal an ihn anschliessende Ventrallamelle steht ebenfalls senkrecht zur Achse des Pennulums (Abb. 39 *e*). Es zeigt sich also auch hier wieder, dass die typischen ventralen Zähne von den zwei basalsten Pennulumzellen gebildet werden, also den Hamuli der Hakenradien homolog sind, dass dagegen der basal von diesen beiden Zähnen liegende Fortsatz, so er vorhanden ist, den ventralen Zähnen der Hakenradien homolog ist.

Die Proximalradien der Spitze beschreiben folgende Torsion: Bis zum 10. Radius basal der Spitze stehen sie derartig, dass nur die dorsale Kante von dorsal sichtbar ist (Abb. 24). Zwischen dem 10. und 20. Radius dreht die Dorsalkante der Basallamelle von ihrer Mitte an sich nach aussen. Diese Torsion ändert sich in inneren Teilen des Ramus nicht mehr. Vergleicht man diese Torsion mit jener der Schmuckfeder und der Sommerfeder des Männchens, so sieht man, dass die Bogenradien in Bezug auf ihre Stellung zur Dorsalfläche der Feder beim Weibchen der Mandarinenten zwischen den beiden Federn der Männchen stehen (Abb. 24).

e) *Die 13. Schwungfeder des Unterarmes der Schnatterente.*

Wie aus Abb. 26 hervorgeht, setzen die ersten Proximalradien mehr schaftwärts an der Ramusachse an als die Distalradien. Sie liegen der Ramusachse sehr eng an und bilden die in Abb. 26 eingezeichnete Kontur der Feder bis zur proximal folgenden Ramusspitze. Abb. 40 zeigt einen der ersten Proximalradien der Spitzenzone. Im Gegensatz zu den Proximalradien der Mandarinenten

dieser Zone ist der Pennulumanteil gegenüber der einzelligen Basallamelle stark vergrössert. Die ventralen Fortsätze sind dünner, liegen dem Ramus mehr an und sind weniger dornartig als die entsprechenden Radien bei den Mandarinenten. Dorsale Fortsätze sind sehr schwach ausgebildet (vergl. Abb. 32 mit Abb. 40).

Beim 20. bis 25. Radius basal der Ramusspitze werden die ventralen Fortsätze im apicalen Teil des Pennuli vollkommen reduziert. Die Fortsätze der zwei bis drei basaleren Pennulumzellen dagegen stehen in stumpferem Winkel zur Achse des Pennuli als in äusseren Radien und werden somit zu den ventralen Zähnen der Bogenradien. Zwischen dem 25. und 30. Radius bildet sich das erste dorsale Widerlager, in gleicher Weise, wie es für die Bogenradien der anderen Federn beschrieben wurde. Querschnitte durch die Basallamellen der Bogenradien im äussersten Spitzenteil zeigen, dass es zumindest im apicalen Teil der Proximalfahne zu einem Abschluss gegen ventral kommt. Es zeigt sich also auch hier wieder, dass bei den Schwungfedern die typische Flugstruktur schon nahe der Ramusspitze erreicht wird. An den ersten Radien findet keine eigentliche Torsion der Radien statt, sondern sie liegen rinnenförmig am Ramus an, wie Abb. 26 zeigt. Vom 20. Radius an ist die Dorsalkante der Basallamelle so nach aussen gedreht, wie es für die Feder des Weibchens der Mandarinenten gezeigt wurde.

Die Proximalradien der Mitte des Ramus

a) *Schmuckfeder.*

Die Veränderungen der Proximalradien im Mittelgebiet und an der Basis des Ramus sind weniger intensiv wie die der Distalradien. In der Abb. 34 sieht man, dass die Radien im basalen Spitzengebiet am längsten sind (360 E), um dann von dieser Stelle an bis zur Vereinigung des Ramus mit dem Schaft kürzer zu werden.

Querschnitte durch die Basallamellen in der Mitte des Ramus zeigen, dass ihre dorso/ventrale Ausdehnung gegenüber dem Spitzengebiet vergrössert ist; ein Abschluss der Proximalfahne wird jedoch hier wie dort nur im basalen Teil der Radien erreicht (Abb. 42).

b) *Die Sommerfeder des adulten Mandarinentenmännchens.*

Im Gegensatz zur Schmuckfeder liegt das Längenmaximum für die Proximalradien nicht im basalen Spitzengebiet, sondern im

Mittelgebiet des Ramus (Abb. 34 *b*, Zone 4). Vom Mittelgebiet an bis zur Vereinigung des Ramus mit dem Schaft werden sie stetig kürzer.

Die Querschnitte der Basallamellen zeigen, dass sich die Ventrallamellen nur im basalen Teil der Proximalradien berühren, ähnlich wie es für die adulte Schmuckfeder beschrieben wurde (Abb. 43 *b*).

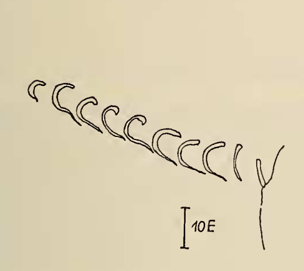


Abb. 42.

Schnatterente ♂ 13. Schwungfeder. Mittlerer Ramus der Innenfahne. Querschnitt durch die Basallamellen der Bogenradien, Mitte des Ramus.

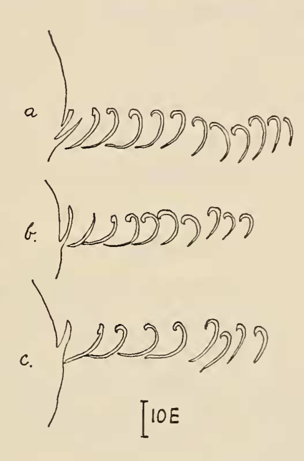


Abb. 43.

Querschnitte durch Basallamelleu der Bogenradien. Mitte eines mittleren Ramus der Innenfahne. *a)* ♂ Schmuckfeder; *b)* ♂ Sommerfeder; *c)* Feder des Mandarinenten ♀

c) *Die Sommerfeder des juvenilen Männchens der Mandarinenten.*

Die Proximalradien des Ramusmittelgebietes fallen durch die Ähnlichkeit der Radienlängen mit jenen der Schmuckfeder auf, (Gebiet 4, Proximalradien der Schmuckfeder: 320—350 E; adulte Sommerfeder 280 E, juvenile Sommerfeder 320 E) und damit zeigen diese Radien der juvenilen Sommerfeder auch eine grössere Länge gegenüber der adulten Sommerfeder.

Auch die Querschnitte durch die Basallamellen zeigen trotz makroskopischer Ähnlichkeit mit der adulten Feder eine Sonderstellung, indem sie nämlich einen fast schwungfeder-typischen Aufbau der Basallamelle erreichen (Abb. 38 *b*).

d) *Die Feder des Weibchens der Mandarinenten.*

Die Proximalradien der Feder des Mandarinentenweibchens erreichen ebenso wie diejenigen der adulten Sommerfeder ihr Maximum in der Mitte des Ramus. Ihre absoluten Längenwerte liegen wie die der juvenilen Sommerfeder zwischen den Werten der adulten Sommerfeder und der Schmuckfeder. Auch hier zeigt sich auf Querschnitten eine Berührung der Ventrallamellen im basalen Teil der Radien (Abb. 43 *c*).

Die dorso/ventrale Ausdehnung der Proximalfahne liegt, entsprechend der grösseren dorso/ventralen Ausdehnung der Ramusquerschnitte ebenfalls zwischen jener der Schmuckfeder und der adulten Sommerfeder der Männchen.

e) *Die 13. Schwungfeder des Unterarmes der Schnatterente.*

Auch beim Schwungfedertypus erreichen die Radien die grösste Länge im Mittelgebiet der Feder. Ihre Verkürzung zum Gebiet 7 ist jedoch wesentlich geringer als bei den Mandarinenten (Abb. 34-36 *c*).

Auffällig ist bei der Schnatterentenfeder der grosse Längenunterschied von Proximal- und Distalradien im Mittelgebiet (vergl. Tab. 2 mit Abb. 34 *c*).

Auf Querschnitten wird der für die Spitzenzone beschriebene Zusammenhalt der Ventralseite der Proximalfahne noch intensiver. Die Ventrallamelle des schaftwärts gelegenen Radius legt sich jeweils unter diejenige des nach aussen folgendem Radius (Abb. 42). Erst kurz vor der Vereinigung des Ramus mit dem Schaft wird dieser dichte Verband aufgelöst und die Radien stehen in ihrem basalen Teil nebeneinander, ohne sich zu berühren.

Diskussion und Zusammenfassung

Um die Verschiedenheiten des Aufbaus der soeben verglichenen Federn zu ordnen, versuche ich darzustellen, wie sich die schwungfedertypischen Merkmale der Schnatterentenfeder von den spezifischen der Schmuckfeder unterscheiden. Diese Extreme dienen als Bezugssysteme für den Vergleich der aus den homologen Papillen hervorgehenden Federn mit dem Schwungfeder- und Schmuckfedertypus. Es wird zuerst der Bau der Rami verglichen, dann der Bau der Radien an der Spitzenzone der Federn, wobei vor allen

Dingen auf optische Differenzierungen geachtet werden muss, und zuletzt die Mittelzone der Rami, wo zur Hauptsache die Festigungsstrukturen in Betracht gezogen werden müssen.

1. *Die Rami.*

Die Rami der Schnatterente sind charakterisiert durch einen gedrungenen Querschnitt mit geringer dorso/ventraler Ausdehnung. Die Rinde ist im Vergleich zum Markraum, vor allem an den Seiten des Ramus sehr dünn. Im Vergleich mit anderen optisch nicht differenzierten Schwungfedern scheint mir das bei den Schnatterenten gefundene Verhältnis von relativ dünner Rinde zu ausgedehnten Markraum der Normalfall für Schwungfedern zu sein.

An der Schmuckfeder fällt einem sofort die Sonderstellung in der grossen dorso/ventralen Ausdehnung der Querschnitte auf. Im Vergleich mit der Schnatterentenfeder ist der Anteil der Rinde sowohl im ventralen Ramusbereich als auch an den Seiten der Schmuckfeder vergrössert.

Die Sommerfeder des adulten Männchens und die Feder des Weibchens zeigen gegenüber der Schnatterente auch eine Verdickung der Rinde, und eine Vergrösserung der dorso/ventralen Ausdehnung auf Querschnitten, doch ist beides hier viel schwächer als bei der Schmuckfeder.

Eigenartig ist die Ausbildung der Rami bei der Juvenilfeder: Die oft deutlich grössere dorso/ventrale Ausdehnung auf Querschnitten gegenüber der adulten Sommerfeder weist trotz der makroskopischen Entsprechung mit jener auf die Verwandtschaft als Vorgänger der Schmuckfeder hin.

Die Anlage zur Verdickung der Rinde und Verlängerung des Ramusquerschnittes ist also bei allen untersuchten Varianten der 13. Unterarmschwinge der Mandarinenten vorhanden. Sie erreicht jedoch ein Maximum an Gestaltung und eine spezifische Differenzierung bei der Schmuckfeder, die weit über das hinausgeht, was man an Schwungfederstruktur für diese Zone sonst erwarten kann. Diese grosse dorso/ventrale Ausdehnung lässt sich vergleichen mit Querschnitten der Rami durch erste Unterarmschwingen bei Stockenten, bei denen, da sie den Handschwingen unmittelbar benachbart sind, eine grosse Festigkeit gefordert werden muss. Die Verdickung der Rinde jedoch ist für die Krümmung der ganzen Rami

verantwortlich: E. Goessler (1938) wies nach, dass die Krümmung von Lockenfedern bei Tauben und dem „chinesischen Mövchen" auf einer sehr intensiven un asymmetrischen Keratinisierung der Rami und auch des Schaftes beruht. Da das Keratin der Feder beim Austrocknen sehr viel Wasser verliert, zieht sich das Ramusgefüge an den stärker keratinisierten Stellen intensiver zusammen als an den weniger verhornten. Wahrscheinlich beruht auch bei der Schmuckfeder die Krümmung der Rami auf einer stärkeren Keratinisierung der einen Seite. Ein Indiz für diese Ursache der Krümmung ist, dass sich die Rami genau wie die der Lockenfedern von Tauben in heisser Bouinlösung durch Wasseraufnahme strecken.

2. *Die Radien der Spitzenzone und die damit verbundene Konturbildung der untersuchten Federn.*

Die aufeinanderfolgenden Rami der Innenfahne der Schnatterente wenden sich in ihrem äussersten Viertel alle sehr stark nach distal, so dass die Spitzenzonen dicht aneinanderliegen, wie es Abb. 27 zeigt. Auf S. 526 wurde bereits erwähnt, dass die Proximal- und Distalradien eine derartige Asymmetrie ihrer Anordnung zeigen, dass die ersten Distalradien bis an die äusserste Spitze des Ramus reichen, die Proximalradien dagegen viel weiter innen ansetzen; dabei verbreitert sich die Distalfahne in einer relativ kurzen Strecke basal der Ramusspitze, die Proximalfahne dagegen bleibt für eine lange Strecke sehr dünn. Aus der von distal nach proximal verlaufenden Hintereinanderstellung derartig strukturierter Ramusspitzen resultiert die scharfe Kontur der Innenfahne der Schwungfeder der Schnatterente. Durch die weit aussen am Ramus liegende Differenzierung der Hamuli und die damit verbundene Verhakung der Rami entsteht die „feste" Randzone im Vergleich zur sogleich zu besprechenden „lockeren" Randbildung der Schmuckfeder.

Bei der Schmuckfeder stellen sich neue Probleme: Während beim Schwungfedertypus nur die Ausbildung zur Festigkeitsstruktur einer typischen Schwungfeder vorliegt, muss man bei der Schmuckfeder eine Kombination an mehreren strukturellen Zuordnungen erwarten. *a*) Die besondere Differenzierung der Haken- und Bogenradien, die den Zusammenhalt der Federfahne bedingen. *b*) Differenzierungen, die zusätzlich nötig sind, um die

Festigkeit der ungewöhnlich breiten Innenfahne zu ermöglichen. Diese Differenzierungen, die im Dienste des Eigenwertes eines optischen Organs stehen, bezeichne ich im Gegensatz zu den Festigungsstrukturen der Schwungfeder als „optische Festigungsstrukturen." *c*) Strukturen, die den weiss/seidenen Effekt der Spitzenzone hervorrufen. Da diese Strukturen nur sinnvoll verstanden werden können, wenn man sie den farbgebenden Bildungen zurechnet, bezeichne ich sie als „strukturell farbgebende Bildungen".

Es soll nun versucht werden, aus dem Totalaspekt der Feinstruktur analytisch die Komponenten zu bestimmen, die sich den drei oben genannten Funktionsweisen zuordnen lassen.

Wie schon auf S. 510 beschrieben, ist die Spitze der Rami der Schmuckfeder viel symmetrischer als bei den Schwungfedern gebaut. Die Rami sind nicht wie bei der Schnatterentenfeder nach distal umgebogen, sondern sind so angeordnet, dass die Kontur der Feder in fast rechtem Winkel zur Ramusachse verläuft. (Abb. 16.) Die Rami stehen für die ersten 5—8 mm basal der Ramusspitze unverhakt nebeneinander. Dabei reichen im Gegensatz zur Schwungfeder die Proximalradien näher an die äusserste Ramusspitze als die Distalradien. Die Differenzierung der Distal- und Proximalradien zu Haken- und Bogenradien setzt viel weiter innen ein als die der Schwungfeder. Aus dieser vollkommen anderen Anordnung der Radien an der Ramusspitze resultiert der lockere Rand der Innenfahne.

Diese Art der Randbildung kann nicht in unmittelbarer Beziehung zur Weisstruktur, also zu den strukturell farbgebenden Komponenten gesehen werden, da sich gleiche Strukturen zur Federbasis im Orangegebiet fortsetzen und zudem bei anderen Federn bei reiner Weisstruktur eine feste Randbildung vorkommen kann, (Z. B. 12. Unterarmschwungfeder der Schnatterenten.) sondern dieser gelockerte Rand muss wie der „abgeschnittene" Rand im Spitzengebiet der Federfahne (Kap. III C, 2) als kennzeichnendes Differenzierungsmerkmal dieser Feder gesehen werden.

Sowohl ausserhalb als auch innerhalb der Zone der Differenzierung der Hamuli weisen die Pennula und ihre ventralen Fortsätze ungewöhnliche Verlängerungen gegenüber der Schwungfeder auf. Sie bedingen so durch ihre Bildung vieler kleinster Oberflächen die Erscheinung von Weiss. Die Möglichkeit der Weissentstehung

durch Bildung vieler kleinster Oberflächen wurde von MASON (1923) untersucht. Die langen Pennula und ihre Fortsätze sind also den strukturell farbgebenden Bildungen zuzuordnen, während die besondere Stellung und Länge der Hamuli der Elastizität und Festigkeit der breiten Fahne genügt und somit den optischen Festigungsstrukturen zuzuordnen ist.

Die langen parallel gelagerten Basallamellen, die sowohl bei Haken als auch bei Bogenradien dieser Zone auftreten, dürften zusammen mit der Dorsalkante ihrer Rami die Ursache für den seidigen Schimmer sein, der auf der Innenfahne liegt. Wahrscheinlich haben sie jedoch noch eine spezifische Festigungsfunktion am Rand der breiten Innenfahne, wo sowohl für Festigung als auch für Elastizität ein Maximum an Intensität gefordert werden muss. Die ungewöhnliche Längenausbildung der Basallamellen muss im Randgebiet daher sowohl für die Erzeugung eines rein optischen Phänomens als auch der Festigkeit dieser spezialisierten Feder dienend verstanden werden.

Die Spitze der adulten Sommerfeder ist trotz makroskopischer Ähnlichkeit der ganzen Feder mit einer Schwungfeder der Ramusspitze der Schmuckfeder im mikroskopischen Aufbau viel ähnlicher. Da die Kontur der Innenfahne bei der adulten Sommerfeder jedoch nicht im rechten Winkel zur Achse der Rami im Spitzengebiet verläuft, schmiegen sich die von distal nach proximal verlaufenden Ramusspitzen mehr aneinander an und es kommt nicht der gleichmässig ausgefranste Rand wie bei der Schmuckfeder zu Stande. Die Längenmasse für Haken- und Bogenradien liegen in diesem Gebiet zwischen Schwungfeder und Schmuckfeder. Das Fehlen der langen ventralen Fortsätze bei der adulten Sommerfeder zeigt, dass es sich dabei bei der Schmuckfeder um ein typisch strukturell farbgebendes Merkmal handelt.

Auch die Randbildung der juvenilen Sommerfeder ist sehr locker. Sie unterscheidet sich von den bis jetzt besprochenen Federn durch die äusserst symmetrische Anordnung von Proximal- und Distalradien in der äussersten Spitzenzone. Diese symmetrische Anordnung der Radien an der äussersten Spitzenzone ist vergleichbar derjenigen an der Dunenspitze bei jungen Enten. Sie dürfte daher bei der juvenilen Sommerfeder als ein ausgesprochenes Merkmal der juvenilen Konturfeder zu deuten sein. Als juvenil bei dieser Feder muss ebenfalls die Variabilität der ventralen

Fortsätze im Spitzengebiet betrachtet werden. Man muss diese Ausbildung der Radien an der Ramusspitze als Vorstufe von Strukturen deuten, die sowohl bei der Sommerfeder als auch bei der Schmuckfeder in differenzierter Form ausgebildet werden.

Im hier durchgeführten Vergleich interessiert im Weiteren die Spitze der „abgeschnittenen“ Rami am Randgebiet der Innenfahne der Feder des Weibchens: Die Differenzierung der Proximal- und Distalradien zu Haken- und Bogenradien erfolgt in kürzerem Abstand von der Ramusspitze als selbst deren Differenzierung bei der Schwungfeder der Schnatterenten. Obwohl die Proximalradien bei der Feder des Mandarinentenweibchens auch weiter innen am Ramus ansetzen als die Distalradien, wird durch den stumpfen Winkel der Proximalradien mit der Ramusachse auch der Winkel Federkontur/Ramusachse stumpfer. (Abb. 24.) Es resultiert daraus ein mehr gezähnter Rand der Innenfahne des Weibchens gegenüber dem glatten Rand der Schwungfeder der Schnatterente. Da diese Feder in allen anderen Strukturen in eine grössere Nähe zur Schmuckfeder gestellt werden muss, als die übrigen hier besprochenen Federn, so fragt sich, ob auch nicht dieser abgeschnittene Randbezirk verwandte Strukturen bei der Schmuckfeder selbst hat. Man findet in der Tat ähnliche Randstrukturen bei der Schmuckfeder im Samtgebiet der Spitze. Es scheint, dass bei der Feder des Weibchens infolge der schmäleren Ausbildung der Proximalfahne und der geringeren Dichte der Rami die Zone des abgeschnittenen Randes weiter proximal verschoben ist als bei der Schmuckfeder. Verfolgt man nämlich die Rami in distaler Richtung am Rand der Innenfahne, so wird diese abgeschnitten, gezähnte Randbildung intensiver, ebenso wie sie bei der Schmuckfeder von der Federmitte zur Spitze zunimmt.

3. *Das Mittelgebiet und die Basis des Ramus.*

Im Mittelgebiet der Rami ist vor allem auf Festigkeitstrukturen zu achten, in denen sich die optisch differenzierte Schmuckfeder von der Schwungfeder unterscheidet.

Für die Schnatterente gelten als Schwungfedermerkmale in diesem Gebiet: Ein Pennulum, dass im äussersten Gebiet der Mittelzone (Gebiet 2 und 3) am längsten ist, und von da an regelmässig abnimmt. Die Länge der Basallamelle dagegen bleibt im

ganzen Mittelgebiet relativ konstant. Die Bogenradien sind im ganzen Mittelgebiet mehr als doppelt so lang wie die Hakenradien; eine Erscheinung, die für den schwungfedertypischen Aufbau der hier behandelten Schnatterentenfeder im Gegensatz zur Schmuckfeder wichtig ist: Der Abstand zweier Rami bei der Schnatterente

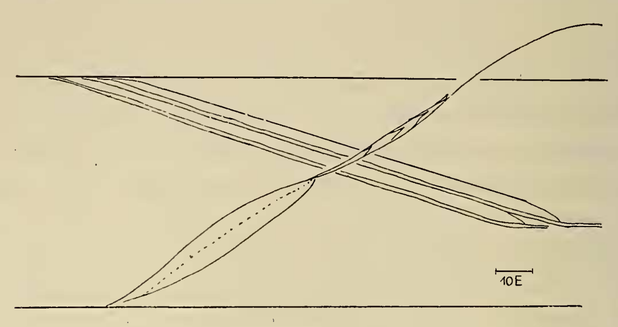


Abb. 44.

Schnatterente ♂ 13. Schwungfeder. Verhältnis von Distal- zu Proximalfahne bei zwei mittleren Rami der Innenfahne.

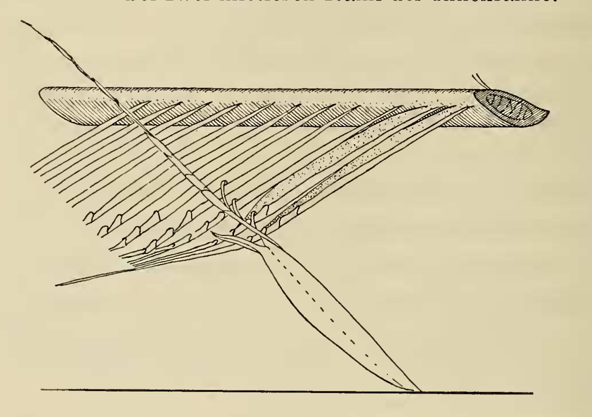


Abb. 45.

Mandarinente ♂ ad. Schmuckfeder. Verhakung von Distal- und Proximalradien im distalen Teil der Innenfahne.

im Mittelgebiet beträgt 60 E. (Abb. 44.) Zwei Drittel dieses Abstandes werden dabei von der Proximalfahne eingenommen, die von den langen Basallamellen der Proximalradien gebildet wird. Auch bei der Schmuckfeder wird etwa zwei Drittel des Ramusabstandes von der Proximalfahne eingenommen, jedoch ist der Winkel der Basallamellen mit der Achse des Ramus bei der Schnatter-

entenfeder viel spitzer als bei der Schmuckfeder. (Schnatterente 16,9 Grad, Schmuckfeder 28 Grad.) Durch diese enge Winkelstellung der Proximalradien mit der Achse des Ramus bei der Schnatterentenfeder wird bewirkt, dass bei auf den Flügel ausgeübten Druck die Hamuli viel weniger leicht aus den Dorsalkrempen der Bogenradien abrutschen können, als wenn sie in stumpferen Winkel stünden. Die Pennula der Hakenradien reichen mit ihren langen dünnen ventralen Fortsätzen jeweils über die distal folgende Ramuskante heraus. Die von Sick (1937, p. 252) angenommene Funktion

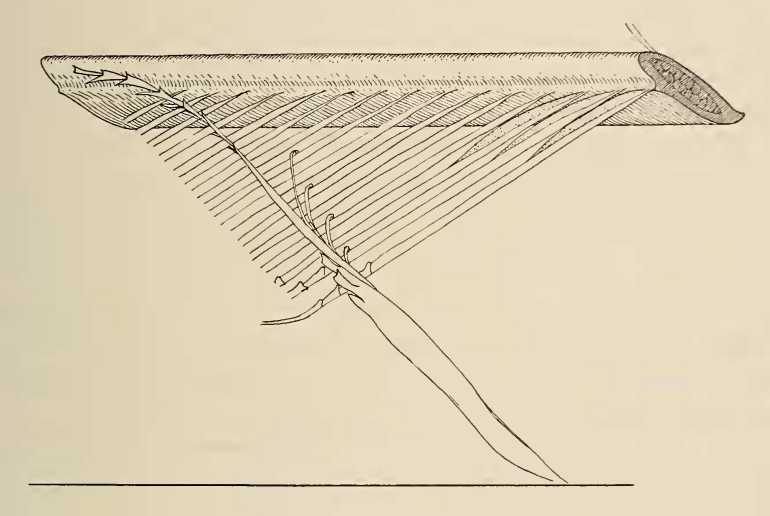


Abb. 46.
Wie Abb. 45. Mitte der Innenfahnen. (Der Distalradius wurde etwas verkürzt gezeichnet.)

der ventralen Fortsätze, sich an den nach innen folgenden Radien abzustossen, konnte für die Schwungfeder dieses inneren Gebietes nicht bestätigt werden. Bei Ansicht ganzer Federstücke der hier untersuchten Schwungfeder sieht man nämlich, dass die ventralen Fortsätze sich an der Innenseite der Basallamelle der proximal folgenden Bogenradien abstossen.

Dem gegenüber ist die Schmuckfeder durch folgende Merkmale charakterisiert: Auch im Mittelgebiet sind Haken- und Bogenradien ungewöhnlich lang. Sie werden von äusseren Mittelgebiet bis zur Basis des Ramus kontinuierlich kürzer. (Tab. 2, Abb. 34.) Dabei beträgt die Länge der Bogenradien im Gegensatz zur Schwungfeder

nur ein Drittel mehr als die der Hakenradien. Dass die Proximalfahne trotzdem zwei Drittel des Ramusabstandes ausmacht, liegt an dem stumpferen Winkel, den die Basallamellen der Bogenradien mit der Achse des Ramus bilden. Am Pennulum fehlen vor allem im apicalen Teil die langen ventralen Fortsätze. Die Pennula sind im ganzen „kräftiger" gebaut, als bei der Schnatterentenfeder. Sie stossen sich an der proximalen Seite des distal folgenden Ramus ab und ragen in diesem Gebiet nie über die Ramuskante heraus. (Abb. 46.)

Aus diesem Abstossen der langen Distalradien entsteht ein sehr breiter Ramusabstand im Mittelgebiet, während die Rami an ihrer Basis sehr dicht zusammenstehen. (Ramusabstand bei der Schmuckfeder Mitte der I. Fahne 120—130 E; Basis des Ramus 65—70 E; Orangeteil des Spitzengebietes 80—90 E.) Durch diese charakteristischen Ramusabstände und die Krümmung der Rami wird die fächerartige Gestalt der Innenfahnen hervorgerufen. Dabei wird die Krümmung der Rami durch ihren Aufbau selbst bedingt, ihr Abstand jedoch durch die stumpferen Winkel der langen Basallamellen und der festen Ausbildung der apicalen abstossenden Pennulumzellen. In diesem Zusammenhang werden auch die langen Basallamellen im Randgebiet der Feder erklärlich: Hier werden an die Festigkeit des Ramusfächers die grössten Ansprüche gestellt werden. Diesen Festigkeitsansprüchen wird dadurch Genüge getan, dass der Winkel Basallamelle der Bogenradien mit der Achse des Pennulums hier sehr eng, d. h. schwungfedertypisch wird. Da die Ramusabstände aber auch im Randgebiet breiter sind als bei der Schnatterentenfeder, müssen die Basallamellen der Bogenradien so ungewöhnlich lang sein, um eine genügend breite Proximalfahne zum Einhaken der Hamuli der Distalradien zu bilden. (Abb.27 veranschaulicht diese verschiedenen Stellungen der Radien in ihren Beziehungen zu den Ramusabständen.) Auch die langen Hamuli dienen dem Zusammenhalt der weit auseinanderstehenden Rami.

Die eingebuchtete Gestalt der Ventrallamelle der Schmuckfederradien weist darauf hin, dass ihre Schwungfedereigenschaften reduziert sind, da der Abschluss der Distal- und Proximalfahnen gegen ventral nicht wie bei der Schwungfeder ein fester ist. Die Wölbung der Ventrallamelle bildet jedoch die Ursache für eine grössere Elastizität als eine einfache gerade Lamelle. (Sick 1937, p. 330.) Die grössere dorso/ventrale Ausdehnung der Basallamellen-

querschnitte ist entsprechend den langen Ramusquerschnitten als besondere Festigungsstruktur dieser Feder zu deuten.

Die Länge und Stellung der Radien, die Gestaltung des Pennulums, der Bau der Basallamellen sind also in ihrer spezifischen Differenzierung nur zu verstehen, wenn man sie als Festigkeitsstrukturen betrachtet, die der Gestaltung dieser spezialisierten Feder dienen.

Viele Strukturen der adulten Sommerfeder weisen auf den Typus einer sowohl in Bezug auf Schwungfeder- als auch auf Schmuckfedermechanismus wenig spezialisierten Konturfeder hin: In der grösseren Länge der Distalradien gegenüber einer Schwungfeder zeigt sich die Ähnlichkeit mit der Schmuckfeder. Dagegen sind schwungfedertypisch die Gestalt des Pennuli und sein Überragen auf den distal folgenden Ramus, wobei die Hamuli in Zahl und Länge reduziert sind. Die Basallamelle der Haken- und Bogenradien ist so wenig differenziert, dass die Radienfahnen niemals einen festen Abschluss gegen ventral bilden. (Abb. 31 *b*.)

Bei der juvenilen Sommerfeder sind im Mittelgebiet die Radien kürzer als bei der adulten Sommerfeder. (Tab. 2.) Vergegenwärtigt man sich, dass auch ihre Rami und der ganze Schaft kürzer sind als bei der adulten Sommerfeder, so muss man diese Verkürzung als ein einfacheres Strukturmerkmal der juvenilen Feder sehen und nicht etwa als Ähnlichkeit mit dem Schwungfedertypus deuten, da jene Schwungfeder in allen anderen Strukturen viel differenzierter gebaut ist als die juvenile Sommerfeder des Mandarinentenmännchens. Es zeigen sich jedoch bei dieser Feder folgende Differenzierungserscheinungen gegenüber der adulten Sommerfeder: Der Abschluss der Ventrallamellen untereinander ist bei der juvenilen Feder intensiver als bei der adulten. Im Totalpräparat der Basallamellen der Hakenradien weist eine Einbuchtung der Ventrallamellen auf die Ähnlichkeit mit der Schmuckfeder hin. Als juvenil ist jedoch wieder die geringere dorso/ventrale Ausdehnung auf Querschnitten anzusprechen.

Aus der Arbeit von Cavazza (1938) geht hervor, dass die Juvenilfeder beim Stockentenmännchen nicht hormonal bedingt ist, sondern ausserhalb vom eigentlich kontrollierbaren Wechsel Sommer/Winterfeder steht. Gleiche Ergebnisse erhielt auch Padoa an Versuchen mit juvenilen Pfauen (Padoa 1948). Auch die oben erwähnten morphologischen Eigenheiten sprechen dafür, dass die

juvenile Sommerfeder ein Vorstadium darstellt, welches zur Bildung der Schmuckfeder führt, und nicht direkt mit der hormonal bedingten Sommerfeder des adulten Männchens vergleichbar ist.

Ordnet man die juvenile und adulte Sommerfeder, die Schmuckfeder und die Schnatterentenfeder, — die Feder des Mandarinentenweibchens wird hier nicht mehr berücksichtigt, da sie in fast allen Eigenschaften einen Übergang zwischen Schmuckfeder — und adulter Sommerfeder darstellt —, hinsichtlich Schwungfederfestigungsstruktur, Festigungsstruktur im Dienst optischer Gestaltung und strukturell farbgebendem Aufbau, so ergibt sich folgendes: Die juvenile Sommerfeder zeigt eine ziemlich geringe Differenzierung aller drei Strukturen, wenn auch schon Ansätze zu Bildungen vorhanden sind, die bei der Schmuckfeder den optischen Festigungsstrukturen zugeordnet werden müssen. Wenn auch die adulte Sommerfeder in vielem ihrer Masse länger ist als die juvenile Feder, so ist sie doch in Bezug auf die drei oben genannten Strukturen sehr wenig differenziert. Die Schmuckfeder in ihrer intensiven, aber spezifischen Ausbildung von optischen Festigungsstrukturen und strukturell farbgebenden Differenzierungen steht im Differenzierungsgrad an gleicher Stelle oder sogar höher als die Schwungfeder.

2. *Das Spitzengebiet der Innenfahne*

In der eben besprochenen Mittelzone der Innenfahne stehen die farbgebenden Strukturen hinter den Festigungsstrukturen zurück.

Im distalen Federgebiet dagegen sind die letzten drei mm basal jeder Ramusspitze dadurch ausgezeichnet, dass sie einen samtartigen Eindruck hervorrufen. Die basal dieser Ramuszone liegenden Teile sind orange, wie im Mittelgebiet der Feder gefärbt. (Abb. 8*a*.) In der Untersuchung dieses Federgebietes stellen sich folgende Fragen:

1. Durch welche besonderen Strukturen sind die schwarzen Ramusteile von jenen des Orangegebietes unterschieden?

2. Weisen die Rami und Radien dieser Zone in ihrem Orange-Teil gleiche Festigungsstrukturen auf, wie sie für das Mittelgebiet beschrieben wurden, oder treten die Festigungsstrukturen hier weniger intensiv auf als dort?

Untersucht wurden der 19.—25. Ramus basal der Federspitze. (Abb. 1.)

Die Gestalt der Rami.

Die Querschnittsbilder der Rami fallen durch einen ungewöhnlich kleinen Markteil im Vergleich zur stark verdickten Rinde auf. Dabei ist die dorsoventrale Ausdehnung des ganzen Ramusquerschnittes grösser als die im entsprechenden Teil der Ramusspitze im Mittelgebiet. (Dorsoventrale Ausdehnung der Weisspitze vom Ramus der Mittelzone 18 E. Aus dem Samtteil des distalen Gebietes 23 E.) Der Rindenteil ist überall sehr intensiv pigmentiert, wobei sich das kugelförmige Pigment in Reihen aneinanderlegt. Diese Ketten wiederum schliessen sich zu drei- bis viereckigen Gruppen zusammen. Diese Pigmentgruppen sind in der Längsrichtung des Ramus gleich gross wie in ihrer auf dem Querschnitt sichtbaren Breite. Eine derartig dichte Anordnung von Pigment findet man nur bei diesen Rami der Samtzone. Verfolgt man die Gestalt des Ramus weiter nach innen, so wird seine dorsoventrale Ausdehnung grösser, während die Dicke der Rinde erhalten bleibt. (Abb. 48.)

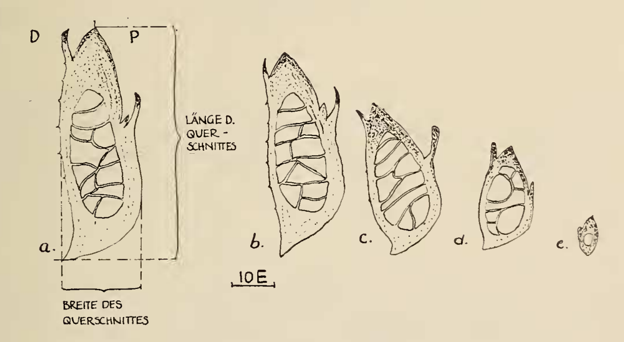


Abb. 47.

Mandarinente ♂ ad. Schmuckfeder bis Abb. 57. Mittlerer Ramus der Aussenfahne. Ramusquerschnitte. e.-a. Querschnitte mit steigender Entfernung von der Ramusspitze.

Der Übergang zum Orangeteil des Ramus vollzieht sich in folgender Änderung des Querschnittsbildes: Im dorsalen Teil des Ramus macht die dunkelbraune Pigmentierung einer Orangepigmentierung Platz, während der ventrale Teil des Ramus noch dunkel gefärbt bleibt. An gleicher Stelle am Ramus zeigt sich eine Verdünnung der Rinde gegenüber dem Samtteil. Wenige E basal der Stelle der ersten Orangepigmentierung ist der ganze Quer-

schnitt orange und seine Breite nimmt zu. Die für das Samtgebiet gezeigte scharfe Kante wandelt sich zu einer runden um. (Abb. 48 *b*, *a*). Die Gestalt des Ramus wird auf diese Weise derjenigen im Mittelgebiet der Innenfahne ähnlich. Er ist jedoch in seiner dorsoventralen Ausdehnung viel kleiner als im Mittelgebiet, ein Hinweis darauf, dass die Festigungsstrukturen der Rami bei der Schmuckfeder in der Nähe der Federspitze weniger ausgeprägt sind als in der Federmitte.

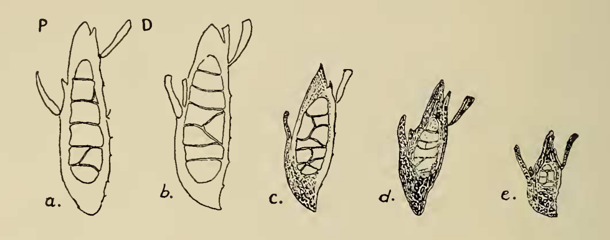


Abb. 48.
Distaler Ramus der Innenfahne.
e.-a. Querschnitte mit steigender Entfernung von der Ramusspitze.

Bevor auf die Strukturen an der Feder eingegangen wird, welche die Erscheinung von Samt hervorrufen, müssen die physikalischen Grundlagen des Samtphänomens hier kurz besprochen werden: Gelangen Lichtstrahlen auf einen festen Körper, so wird ein Teil von ihnen an der Oberfläche reflektiert. Da alle Wellenlängen hier meistens gleichmässig reflektiert werden, ist das von der Oberfläche des Körpers zurückgeworfene Licht weiss. Ein Teil der Lichtstrahlen geht jedoch ins Innere und wird von dort aus reflektiert. Diese aus dem Innern des Körpers zurückgeworfenen Lichtstrahlen erscheinen farbig, da bestimmte Wellenlängen durch die Farbstoffe absorbiert werden. Wird nun durch besondere Strukturen der Oberfläche vermieden, dass Oberflächenreflexion auftritt, so dass nur die Reflexion aus dem Innern ins Auge gelangt, so erscheint der Farbton gesättigt, da ihm kein weisses Licht beigemischt ist. Man erhält vom Körper so einen samtartigen Eindruck. Das Erscheinungsbild S a m t kann in allen möglichen Farbvarianten aufteten, wie es Kugler (1955) für Blumen beschrieb. Bei den Vogelfedern ist Samt immer mit dem Auftreten von dunklem Melanin verbunden. Der Samt ist daher nie farbig,

sondern immer schwarz, da alle ins Innere der Federteile gelangenden Strahlen total absorbiert werden.

Bei der Schmuckfeder wird die Totalabsorption durch die dunkle Pigmentierung der Rinde und den äusserst zurückgedrängten Markraum erreicht. (Bei dünner unpigmentierter Rinde und weit ausgedehntem Markraum entsteht das Phänomen Weiss durch Totalreflexion aller Strahlen.) Die scharfen Kanten der Rami bedingen, dass an der Oberfläche reflektierte Strahlen nicht in die Luft zurückgeworfen werden, sondern wieder auf eine Ramuswand auftreffen, wie es Abb. 49 zeigt. Sie wurde für die Rami der Mandarinente abgeleitet aus dem Schema wie es Kugler S. 90, 1955, für die Samtstruktur der Stiefmütterchen entworfen hat. (Abb. 49.)

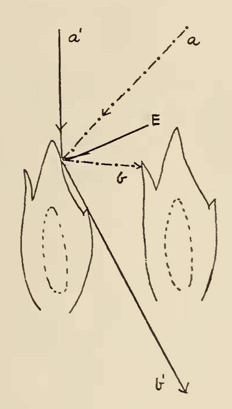


Abb. 49.
Distaler Ramus der Innenfahne. Schema der Reflexion von Lichtstrahlen an den Dorsalkanten der Rami. a, a' einfallende Strahlen. b, b' reflektierte Strahlen. E Einfalls lot.

Die Distalradien.

Wie schon im Kapitel III B, 1 erwähnt wurde, bildet die Gesamtheit der Ramusspitzen im Samtteil der Innenfahne eine Kante, die wie abgeschnitten wirkt. Dies wird auf der Distalfahne des einzelnen Ramus dadurch erreicht, dass die äussersten Radien sich regelmässig so verlängern, dass ihre Spitzen annähernd eine Gerade bilden. Abb. 51 zeigt die zunehmende Verlängerung der Distal- und Proximalradien mit dem Grösserwerden des Abstandes ihrer Ansatzstellen von der Ramusspitze. Während die ersten

Radien b ü r s t e n r a d i e n a r t i g (s. S. 512) gestaltet sind, nimmt das Pennulum nach ungefähr 10 Radien eine Struktur an, die charakteristisch für das ganze Samtgebiet ist: Es verlängert sich von 20 E auf im Maximum 95 E. Parallel mit dieser Verlängerung verbreitern sich von apical bis basal die einzelnen Pennulumzellen. Sie bilden dorsal und ventral dornartige Fortsätze, so dass der Umriss der Zellen trapezförmig bis dreieckig wird. (Abb. 52 *a-f*.) Die beiden an basalster Stelle am Pennulum befindlichen ventralen Fortsätze wandeln sich beim 8. bis 10. Radius zu Hamuli um, die bis zum 20 Radius basal der Ramusspitze sehr lang werden. (Die Länge des apicalen Hamulus beträgt bis zu 35 E gegenüber 22 E der Feder der Schnatterente.) Diese ungewöhnliche Länge der Hamuli erklärt sich aus der Stellung der Distalfahne zur Dorsalfläche der Feder: RENSCH (1923) zeigt, dass bei optimaler Samtstruktur nicht nur die einzelnen Radien so gestellt werden, dass nur ihre dorsale Kante von dorsal sichtbar ist, sondern die ganze Distalfahnen können ebenfalls schräg gegen dorsal weisen. Dies findet man ebenfalls hier bei den Samtradien der Schmuckfeder. Abb. 50 *b* zeigt, dass bei schräger Stellung der Radien der

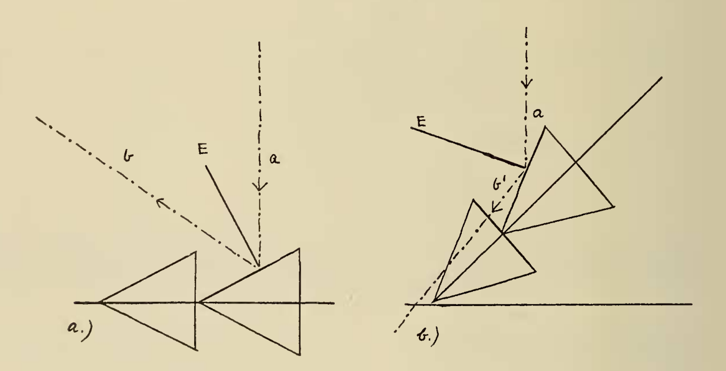


ABB. 50.
Distaler Ramus der Innenfahne. Schema der Reflexion an Samtradien. *a)* Radien in der Federebene liegend; *b)* Schräg zur Federebene. Bezeichnung wie auf ABB. 49. Erkl. im Text.

Samteffekt grösser sein muss, als wenn die Distalfahnen parallel zur Ebene der Feder liegem. In Abb. 50 *a* bei „normaler" Lage der Distalfahne wird der von dorsal auftreffende Lichtstrahl ins „Freie" reflektiert, kann also ein Auge erreichen. In Abb. 50 *b*, bei Schräg-

stellung der Distalfahne wird dagegen der aus gleicher Richtung wie auf Abb. 50 *a* kommende Lichtstrahl so reflektiert, dass er auf eine andere Zelle trifft und nicht in die Luft. Durch diese Stellung der Radien wird der dorsoventrale Abstand der Haken- und Bogenradien vergrössert. Die ungewöhnliche Länge der Hamuli dagegen bewirkt, dass eine Verhakung in die Dorsalkrempen der Bogenradien dennoch möglich ist. Die durchschnittliche Zahl der Hamuli beträgt im Samtgebiet 2, sehr selten 3. Diese geringe Zahl der Hamuli findet man bei vielen stark melanisierten und verbreiterten Pennula der Hakenradien.

Die Länge der Basallamelle nimmt für die ersten 20 Radien im gleichen Verhältnis zu wie das Pennulum und erreicht beim 20 Radius basal der Ramusspitze einen Wert von 60 bis 70 E. Schaftwärts von dieser Stelle verkürzt sie sich jedoch fortlaufend zu Gunsten des Pennulums, so dass in der Mitte des Samtgebietes das Pennulum fast doppelt so lang wird wie die Basallamelle. (Basallamelle 50 E; Pennulum 95 E.) Da das Pennulum mit seinen senkrecht gestellten Fortsätzen (s. u.) die Hauptkomponente der Samterscheinung darstellt, wird durch die Verkürzung der Basallamelle und die damit verbundene Verlängerung des Pennulums die Samtwirkung des ganzen Ramus noch erhöht.

Die Stellung der Radien im Samtteil zeichnet sich durch folgende Eigentümlichkeiten aus: Die ersten 5 bis 8 Radien stehen so zur Dorsalebene der Feder, dass ihre dorsale Kante direkt nach dorsal zeigt. Nach etwa 10 Radien setzen diese derart am Ramus an, dass die dorsale Kante ihrer Basallamelle nicht mehr direkt nach dorsal zeigt, sondern sich etwas gegen den Schaft zu, nach innen wendet. Durch die Kombination dieser leichten Torsion der Basallamelle nach innen und die schon oben erwähnte Schrägstellung der ganzen Radienfahnen stehen die Dorsallamellen wieder senkrecht zur Dorsalventralebene der Feder und vermeiden durch diese Senkrechtstellung die Reflexion von Lichtstrahlen. Beim Übergang von Basallamelle zum Pennulum dreht sich dieses so weit nach aussen, dass seine gezackte Kante direkt gegen dorsal zeigt. Im apicalen Teil des Pennuli wendet sich dessen dorsale Kante wieder etwas nach innen zurück; dabei biegt jedoch gleichzeitig die Achse des Pennuli nach aussen um, wie es Abb. 54 zeigt. Da der ganze Radius schräg nach dorsal zeigt, bilden jeweils die zwei letzten Zellen des Pennuli zusammen mit denen der benachbarten Radien

einen gezackten Rand der Distalfahne, der ebenfalls zur Erzeugung des Samt beiträgt. In Abb. 54 wurden die Samtradien zweier Rami, von der dorsalen Federfläche gesehen, gezeichnet, um die Überdeckungsverhältnisse und die Struktur der apicalen Zellreihe zu

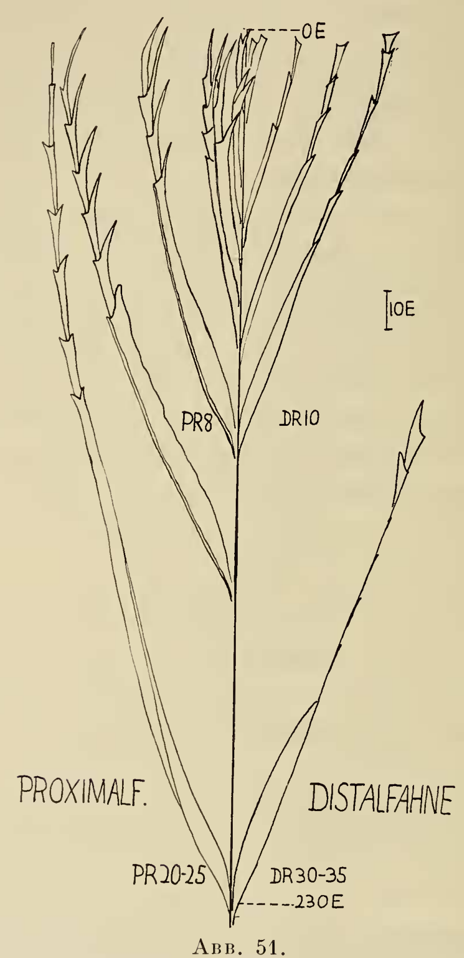


Abb. 51.
Spitze eines distalen Ramus der Innenfahne von dorsal. Die Radien sind etwas schematisiert.

veranschaulichen. Die schräg gegen dorsal weisende Ebene der Distalfahne wurde in die Zeichenebene projiziert.

150—155 Radien basal der Ramusspitze beobachtet man eine Aufhellung des Pigments im Bereich der ventralen Zähne. Wenige

Radien basal dieser Zone findet eine Aufhellung der Basallamelle statt, bis in den basal folgenden Radien das Pigment nur noch im Mittelteil des Radius vorhanden ist, um dann ganz der Orangepigmentierung Platz zu machen. Die Zone des Pigmentierungsumschlages erstreckt sich auf höchstens 20 Radien. In dieser Zone der Pigmentierungsänderung werden die einzelnen Pennulumzellen und ihre ventralen Fortsätze länger und schmäler. Diese Gestalt- und Pigmentierungsumwandlung zeigt Abb. 55. Die Zahl der

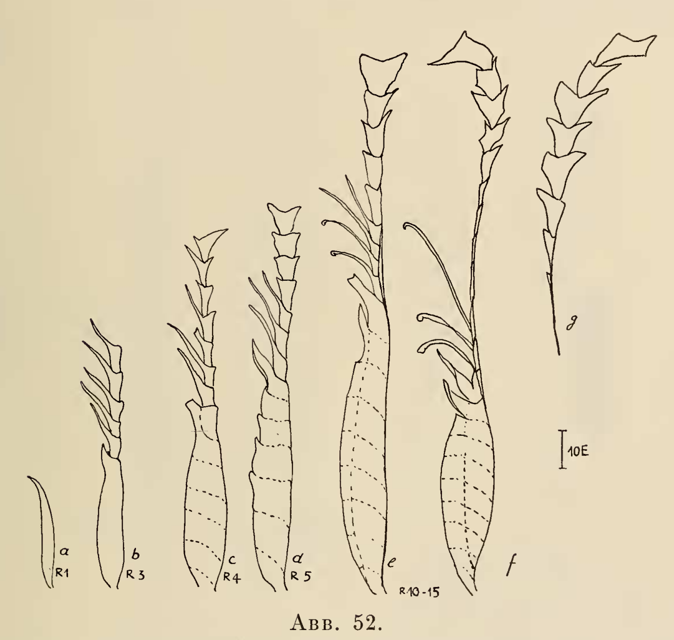


Abb. 52.

Distaler Ramus der Innenfahne. Differenzierung von Bürstenradien zu Samtradien an der Spitze des Ramus. *a)-e)* Stadien der Umwandlung. *f)* Samtpennulum von aussen; *g)* Samtpennulum von Innen.

Hamuli, die im Samtgebiet durchschnittlich nur zwei beträgt, nimmt in der Orangezone auf meistens drei zu. Dabei nimmt die Länge der Hamuli gegenüber jenen des Samtgebietes ab. (Durchschnittswert für den apicalen Hamulus im Samtgebiet 31 E, für das Orangegebiet 27 E.) Parallel mit dieser Verkürzung verliert sich die Schrägstellung der Distalfahne und die Radien liegen wieder parallel zur Federfläche. Während die Basallamelle im mittleren Samtteil eines Ramus nur die Hälfte der Länge des

Pennuli beträgt, erreicht sie beim Übergang Samt/Orange etwa die Länge des Pennuli. (Abb. 55.)

Wie unterscheiden sich nun diese Orangeradien des Spitzengebietes von denen im Mittelgebiet der Feder ? Während sich die Pennula der Hakenradien im Mittelgebiet an der proximalen Wand

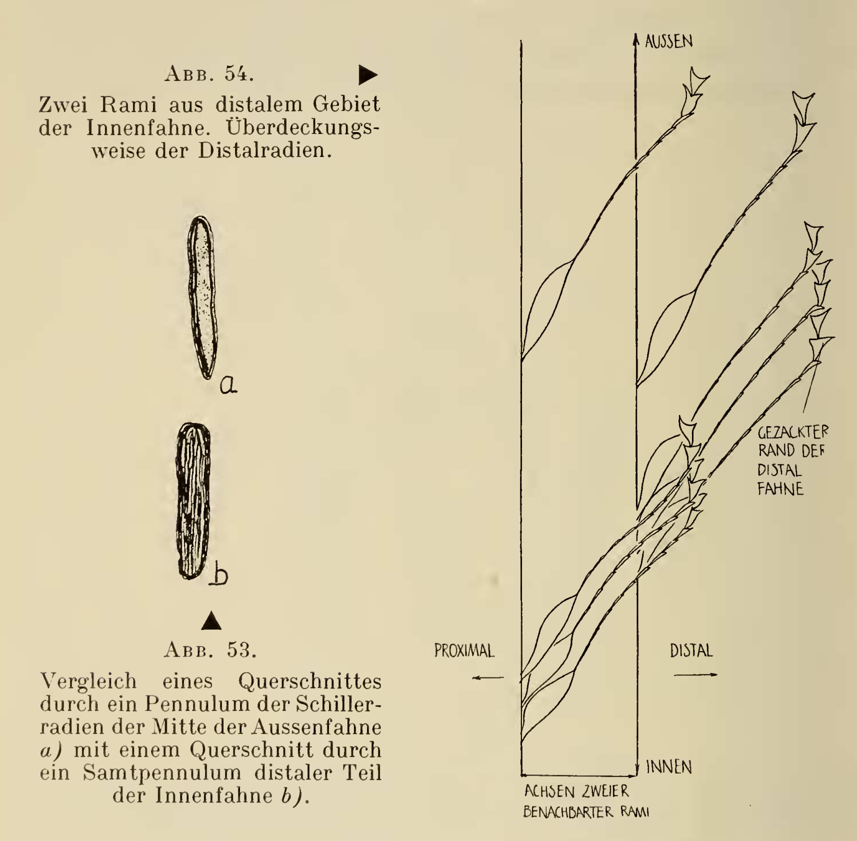


Abb. 54. ▶
Zwei Rami aus distalem Gebiet der Innenfahne. Überdeckungsweise der Distalradien.

▲
Abb. 53.
Vergleich eines Querschnittes durch ein Pennulum der Schillerradien der Mitte der Aussenfahne *a)* mit einem Querschnitt durch ein Samtpennulum distaler Teil der Innenfahne *b)*.

des distal folgenden Ramus absperren, ragen sie im Spitzengebiet über den distal folgenden Ramus heraus. Ausserdem ist die Breite der Pennulumzellen hier geringer als im Mittelgebiet. Mit dieser veränderten Anordnung und Struktur des Pennuli geht der geringere Abstand zweier Rami im Spitzengebiet parallel. (Abstand zweier Rami im Mittelgebiet 120—130 E, im Spitzengebiet 80 E). Wahrscheinlich müssen sich die Radien nur bei den langen Rami im Mittelgebiet abstossen, damit die Gestalt der Feder erhalten bleibt. Abb. 45, 46 zeigt die Verhakung von Distal- und Proximalradien

und ihre Beziehung zum Ramus vergleichend beim Mittel- und Spitzengebiet der Innenfahne. Während die durchschnittliche Länge der Hamuli im Mittelteil der Innenfahne 29 E beträgt, sind sie im distalen Teil eher etwas kürzer. Ihre durchschnittliche Länge beträgt, wie schon ober erwähnt, 27 E. Die Zahl der Hamuli beträgt



Abb. 55.

Umwandlung der Distalradien von der Samtstruktur mit dunkelbraun pigmentierten Radien zu Orange pigmentierten Die Pigmentierungsänderung wurde in Dunkel/Hell angegeben. *a)* Orange beginnt im Gebiet des ventralen Zahns; *b)* Dunkle Pigmentierung nur im Gebiet apical der Hamuli und im dorsalen Teil der Basall; *c)* Ganzer Radius bis auf 3 Zellen an der Basis des Pennulli orange ferfärbt; *d)* Ganzer Radius orange.

nur 3 gegenüber 5 im Mittelgebiet. Die Verkürzung der Hamuli und die Verminderung ihrer Anzahl scheint mir ebenfalls mit dem geringeren Abstand zweier Rami im Spitzengebiet der Innenfahne zusammenzuhängen.

Die Radiendichte nimmt vom Samtgebiet zum Orangegebiet ab: Sie beträgt für das Samtgebiet 46 Radien auf einer Strecke

von 100 E am Ramus, im Orangeteilam distalen Ramus 43 Radien auf 100 E, und im Ramus des Mittelgebietes 40 Radien auf 100 E. Daher beobachtet man beim Ramus im Spitzengebiet nie eine Lücke zwischen zwei Radien, wie das bei den Rami in der Mitte der Innenfahne vorkommen kann. Eine funktionelle Erklärung für diese Radiendichten ist jedoch schwierig zu finden.

Die Proximalradien.

Die Bogenradien, für die schon im Mittelgebiet der Feder eine viel geringere Modifikationsbreite unter den einzelnen untersuchten Federn als für die Hakenradien festgestellt wurde, zeichnen sich durch eine geringe Variation im Spitzengebiet der Feder gegenüber dem Mittelgebiet aus. Nur in der Spitzenzone des Ramus sind sie in derartig charakteristischer Weise differenziert, dass sie zusammen mit den Distalradien den Abgeschnittenen Rand dieses Fahnenbezirkes bilden. Abb. 51 zeigt, dass die ersten Proximalradien nur aus zwei bis drei Zellen bestehen, deren apicale Zellen jewiels in einem Fortsatz enden. Diese Fortsätze liegen der Radienachse dicht an und stehen nicht in rechtem Winkel von ihr ab, wie es für die ähnliche Randbildung der 13. Schwungfeder des Unterarmes bei Mandarinweibchen beschrieben wurde.

Die weiter schaftwärts ansetzenden Radien verlängern sich gleich den Distalradien derart, dass ihre Spitzen eine Linie bilden. Erst nach 20 Radien, wenn die Breite der Proximalfahne sich nicht mehr ändert, hört die Verlängerung der Proximalradien auf, und diese wandeln sich zur typischen Bogenradienstruktur um, wie es für das Mittelgebiet beschrieben wurde.

Beim Übergang zur Orangezone ändert sich die Gestalt der Radien nicht, interessant sind hingegen die quantitaven Veränderungen, die vor allen Dingen die Basallamellen betreffen: 20 Radien basal der Ramusspitze erreicht die Basallamelle einen Wert von 125—130 E. Im Mittelteil des Samtgebietes, wo auch die Basallamellen der Distalradien sich verkürzen, verkleinern sie sich auf 100 E, um beim Übergang zum Orangegebiet wieder auf 120 E anzuwachsen.

Discussion und Zusammenfassung.

Die Erscheinung von schwarzem Samt an den Endteilen der Rami im distalen Gebiet der Innenfahne wird durch eine Kombina-

tion von verschiedenen Strukturen hervorgerufen: 1. Bewirkt die intensive Pigmentierung durch dunkelbraunes Melanin eine weitgehende Absorption der einfallenden Lichtstrahlen. 2. Verhindert die Gestalt und Ausbildung der dorsalen Ramusteile eine Reflexion der Lichtstrahlen in den freien Raum. Dabei sind die Rami jedoch zum grössten Teil von den Radien überdeckt. Man muss daher diese Art des Ramusbaues als eine Art Zusatzstruktur ansehen, die darauf angelegt ist, so viele Lichtstrahlen wie möglich so zu reflektieren, dass sie nicht wieder in die Luft zurückgeworfen werden. 3. Durch die besondere Stellung der Pennula der Distalradien. Da von dorsal nur ihre dorsalen Kanten sichtbar sind, werden alle von der Federspitze und vom basalen Rand der Feder einfallenden Lichtstrahlen an den fast senkrecht stehenden verbreiterten Pennulumzellen ins Innere der Feder reflektiert. 4. Durch die Zackung der dorsalen Kante des Pennulums wird bewirkt, dass die in Längsrichtung der dorsalen Kante der Radien einfallenden Strahlen ebenfalls nicht in die Luft zurückgeworfen werden. 5. Durch die Schrägstellung der ganzen Distalfahne wird die Wirkung der bis jetzt angeführten Strukturen noch verstärkt (s. S. 560). 6. Der Rand der Distalfahne bildet als Ganzes eine Zackenlinie und stellt so eine weitere Ursache für die Entstehung des Samttones dar.

Die Punkte 2 bis 6 rufen das eigentliche Samtphänomen hervor, während das Melanin nur die schwarze Farbe bewirkt.

Durch die fünf oben angeführten Strukturen entsteht ein Samteindruck, der bei Einfall des Lichtes aus jeder Richtung und unter jedem Blickwinkel gleich intensiv ist. Beim Auftreten von Samt an den Schwungfedern des Unterarmes bei der Stockente sind die Pennula der Hakenradien auch so gestellt, dass nur ihre dorsale Kante von dorsal sichtbar ist, es fehlt jedoch die dorsale Zackenbildung der Pennulumzellen und die Schrägstellung der ganzen Fahne zur Dorsalebene der Feder. Dass diese Samtstrukturen nicht in gleichem Masse wirksam sind wie bei der Mandarinente, zeigt sich darin, dass bei seitlicher Betrachtung der Spiegelfedern diese im Samtteil zur schillern beginnen. Die Samtstruktur der Mandarinente muss daher im Vergleich mit jener der Stockenten als optimaler bezeichnet werden.

Bei der Beurteilung der Rolle des Melanins zeigt sich, dass es neben der Bedeutung, die ins Innere der Radien eingedrungenen Lichtstrahlen total zu absorbieren und so schwarz zu erzeugen, einen

Eigenglanz aufweist, der sichtbar wird, wenn man einen isolierten Radius von der Fläche betrachtet. Dieser Glanz dürfte dem analog sein, welches Kugler als „Samtglanz“ bezeichnet. Das Wirksamwerden dieses Glanzes wird jedoch durch die Kombination der oben genannten fünf Faktoren verhindert.

Eine besondere Art der Festigungsstruktur, im Gefolge der Bildungen, die der Erzeugung von Samt selbst dienen, stellen die langen Hamuli dar, die den durch die Schrägstellung der Distalfahne hervorgerufenen Abstand Distal/Proximalfahne überbrücken. Das Orangegebiet der distalen Zone der Innenfahne ist im Vergleich mit einem Ramus aus dem Mittelgebiet durch Reduktionserscheinungen der dort beschriebenen Festigungsstrukturen ausgezeichnet. Hierin zeigt sich eine weitere Eigentümlichkeit der Schmuckfeder, dass nämlich ihre Festigungsstrukturen einen weit grösserem Differenzierungsgefälle im Bereich einer Federfahne ausgesetzt sind, als es innere Schwungfedern des Unterarmgebietes sonst zeigen.

3. *Das Mittelgebiet der Aussenfahne*

In der Besprechung des makroskopischen Baus der Schmuckfeder wurde breits erwähnt, dass die Aussenfahne bis auf die Region ihrer Spitze und Basis von einer schillernden Fläche eingenommen wird. Dieses Schillergebiet soll im Folgenden näher untersucht werden.

Das Auftreten von schillernden Federn ist eine bei Vögeln weit verbreitete Erscheinung. Am eingehendsten wurde sie von Dorst an den Federn der Kolibris untersucht (Dorst 1951). Die Distal- und Proximalradien sind bei den Federn dieser Vögel derart modifiziert, dass die Basallamelle verbreitert und ihrer mikroskopischen Struktur so umgewandelt wird, dass sie zu schillern beginnt. (Auf die physikalischen Ursachen des Schillers gehe ich am Schluss der Arbeit, auf S. 596 ein.)

Entsprechend der Region am Radius, an der das Schillerphänomen auftritt, bezeichnet man die Art des Schillers bei Kolibris als Basalmodifikation (Rensch 1924). In der Gruppe der Hühnervögel, z. B. beim Pfau (Sager 1955) wird der Distalradius und manchmal auch der Proximalradius als Ganzes zur Schillerstruktur umgewandelt. Auch bei den Stockentenmännchen

im Prachtkleid ist die Schillerstruktur am Kopf und an den zu „Locken“ umgewandelten Schwanzdeckfedern von dieser Art. Rensch nennt diesen Typus daher Totalmodifikation. Bei den Anseres tritt der Schiller äussert häufig auf den Schwungfedern auf. In allen Fällen, die mir bekannt sind, ist bei Schwungfedern nur das Pennulum der Distalradien zur Schillerstruktur modifiziert. Diese Art von Schiller wurde Distalmodifikation (Rensch 1924) benannt. Auch die hier im speziellen behandelte Schillerstruktur der Schmuckfeder der Mandarinente gehört diesem Typus an. Im Zusammenhang mit der Untersuchung von Schillerstrukturen an den nicht zu Schwungfedern modifizierten Konturfedern des Vogelrumpfes wurde die Regel aufgestellt, dass Ausbildung von Schiller die Festigungsstrukturen, die an der Schwungfeder nötig sind, unmöglich oder überflüssig mache. Frank schreibt dazu 1939, S. 427 u.: „. . . eine weitere Abgrenzung musste insofern getroffen werden, als nur Deckfedern untersucht wurden. Diese sind die wesentlichen Färbungsträger, während Schwungfedern und Dunen in erster Linie Funktionen haben, die eine besondere Farbausbildung unmöglich oder überflüssig machen (Flugvermögen bzw. Wärmeschutz)“. Im Zusammenhang mit dieser Arbeit durchgeführte Untersuchungen an Spiegelfedern der Stockenten haben jedoch gezeigt, dass das Problem des Auftretens von Schillerstrukturen auf Schwungfedern komplexer ist, als es in dem oben angeführten Zitat ausgedrückt wurde. Diese Verbindung von Flug- und Schillerstrukturen wird in einer späteren Arbeit besprochen werden. In der diesem Kapitel vorausgegangenen Untersuchung über die mikroskopische Struktur der Innenfahne wurde gezeigt, dass bei der Differenzierung von Federelementen zu optischen Strukturen meistens eine kombinierte Modifikation von Festigungselementen und Bildungen, die der Erzeugung optischer Phänomene dienen, auftritt, die einerseits den Zusammenhalt der Feder ermöglichen, andererseits ihre optische Wirksamkeit hervorrufen. In der folgenden Untersuchung über die Ausbildung der Schillerstruktur interessiert daher neben der eigentlichen Art der Ausbildung der Schillerstruktur die Frage, wie weit die sonst der Festigung dienenden Elemente, die nicht der eigentlichen Erzeugung des Schillers dienen, in spezifischer Weise modifiziert sind.

Es wurde der 80. bis 85. Ramus der Aussenfahne basal der Federspitze untersucht.

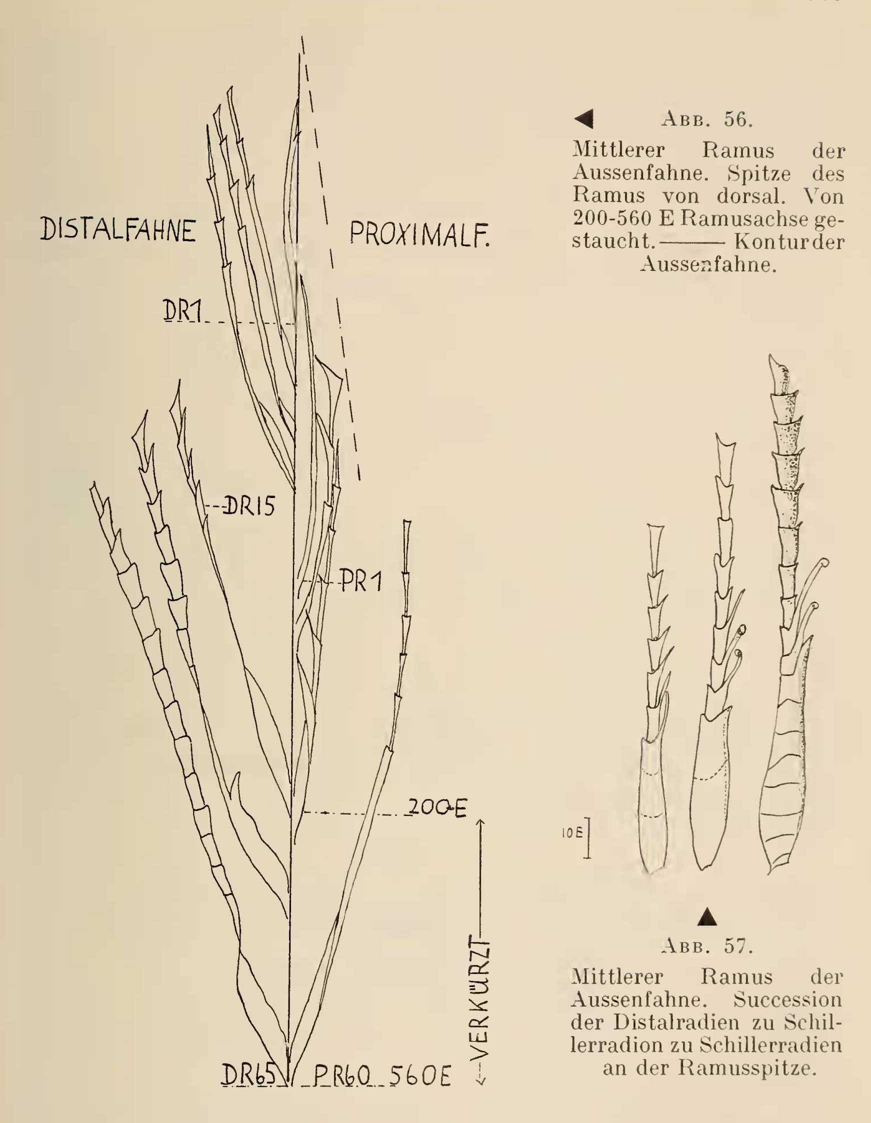
Der Ramusbau.

Vergleicht man Ramusquerschnitte dieser Zone mit solchen aus der Samtzone der Innenfahne, so zeigt sich, dass die Länge des Querschnitts der Rami an ihrer Spitze ungewöhnlich gering ist, mehr schaftwärts dagegen unterscheiden sie sich von jenen der Samtzone durch ihre grössere Breite. Sie entsprechen in ihrer Gestalt etwa den Ramusquerschnitten der Schnatterentenfedern im Gebiet der Innenfahne. (Vergl. Abb. 47 mit Abb. 14.) Jedoch zeigt sich auch im Schillergebiet wieder die Verdickung der Rinde, wie es in Kap. III C, 1 als typisch für die Mandarinenten dargestellt wurde. Die Pigmentierung dieses Ramus der Schillerzone erreicht nie die Intensität derjenigen der Samtzone (Abb. 48). Während dort das Pigment zu eckigen Haufen zusammenklumpt, lagern sich die Pigmentkörner in den Rami der Schillerzone auch bei intensiver Pigmentierung höchstens reihenweise aneinander. Abb. 47 zeigt die Abnahme der Pigmentierung von der Spitze des Ramus bis zu seiner Vereinigung mit dem Schaft.

Die Distalradien.

Die Distalradien der Schillerzone der Schmuckfeder wurden verglichen mit Distalradien der gleichen Zone der Sommerfeder des adulten Männchens und denen der Feder der Schnatterente.

Die Abb. 56 der Ramusspitze als Ganzes und Abb. 57 zeigen die Differenzierung der Radien von der äussersten Ramusspitze zur Schillerstruktur. Während die ersten 5 Radien ähnlich gebaut sind, wie es für die Samtzone beschrieben wurde, beginnt die Ausbildung zur eigentlichen Schillerstruktur zwischen dem 5. und 10. Radius mit einer leichten Verbreiterung des Pennulums und der Reduktion seiner ventralen Fortsätze. Ferner werden die Pennulumzellen eckiger. Vom etwa 10. Radius an werden die Fortsätze der beiden basalen Pennulumzellen zu Hamuli umgebogen. An gleicher Stelle differenziert sich die Basallamelle zur breiten Dorsallamelle und zur schwach ausgebildeten Ventrallamelle. Ihre ventrale Begrenzung wird leicht wellenförmig. Parallel mit dieser Differenzierung von Basallamelle und Pennulum verlängert sich kontinuierlich der ganze Radius. Messen wir am Ramus die Strecke, auf der sich die Verlängerung der Radien bis zur ausgebildeten Gestalt der Schillerradien vollzieht, so ist sie viel länger als die Differenzierungszone



◀ Abb. 56.
Mittlerer Ramus der Aussenfahne. Spitze des Ramus von dorsal. Von 200-560 E Ramusachse gestaucht. ——— Kontur der Aussenfahne.

▲ Abb. 57.
Mittlerer Ramus der Aussenfahne. Succession der Distalradien zu Schillerradion zu Schillerradien an der Ramusspitze.

an der Spitze des Samtramus. (Strecke der Radiendifferenzierung von der Spitze des Ramus bis zu ausdifferenzierten Hakenradien in der Schillerzone 250—300 E, in der Samtzone der Innenfahne 100-120 E.) Diese allmähliche Verlängerung der Radien ist die Ursache für die Schmalheit der beiden Radienfahnen an der Ramusspitze, wie es Abb. 56 zeigt. Die Basallamelle erreicht beim etwa 20. Radius ihren maximalen Längenwert und verkürzt sich basal an

dieser Stelle wieder — eine Erscheinung, die bereits bei der Beschreibung des Samtgebietes erwähnt wurde. Parallel mit dieser Differenzierung beobachtet man mehrere Torsionserscheinungen an den Radien: Die ersten Radien basal der Spitze des Ramus stehen mit ihrer Dorsalkante senkrecht zur Dorsalebene der Feder und rufen durch diese Stellung den Eindruck von Samt hervor. Beim ungefähr 10. Radius beginnt sich die Dorsalkante der Basallamelle nach innen zu wenden, wie es bereits für die Basallamellen der Samtradien beschrieben wurde. An gleicher Stelle am Ramus beginnt sich die Dorsalkante des Pennulums nach aussen zu wenden, bis beim 60. Radius basal der Spitze des Ramus die Dorsalkante des Pennuli gegenüber der Basallamelle einen Winkel von 130 bis 150 Grad bildet. Auf diese Weise wird die flache Seite des Pennuli von dorsal sichtbar und bildet so mit den Pennula der benachbarten Radien eine schillernde Fläche. Durch diese Torsion werden die Hamuli, die immer an der ursprünglich ventralen Kante des Pennuli ansetzen, mit auf die Innenseite gedreht. Damit sie aber in die Richtung weisen, die zur Verhakung nötig ist, vollführen sie im Ansatzpunkt eine scharfe Biegung gegen aussen, so dass sie trotz der Torsion des Pennuli nach ventral und etwas nach aussen weisen. Ihre Zahl ist gegenüber den entsprechenden Radien bei der Schnatterente auf 2, höchstens 3 reduziert, während die der Schnatterenten für diese Zone durchschnittlich 5 beträgt. Ausserdem sind die Hamuli kürzer als bei der Schnatterente. (Abb. 58.)

Betrachtet man im Zusammenhang der oben beschriebenen Reduktion der Hamuli die Neigung der Distal- und Proximalfahne auf Querschnitten senkrecht zur Ramusachse, (unter Ramusachse verstehe ich die Verbindung der am meisten dorsal und ventral liegenden Punkte des Markraumes. Sie wurde auf Abb. 59 eingezeichnet.) so zeigt sich, dass bei normal ausgebildeten Schwungfedern der Winkel zwischen der Linie die man durch die dorsale oder ventrale Begrenzung der Distal- und Proximalfahne zieht, und der Ramusachse ein annähernd rechter ist, während bei den schillernden Rami dieser Winkel bei der Distalfahne grösser als 90 Grad, bei der Proximalfahne kleiner als 90 Grad ist (Abb. 59 *a*, *b*). Auf diese Weise werden die beiden Fahnen einander genähert und auch die kürzeren Hamuli können in die Dorsalkrempe der Bogenradien einhaken. Abb. 60 zeigt Schnittbilder durch ein Federstück der Aussenfahne der Schmuckfeder und der entsprechenden Feder und



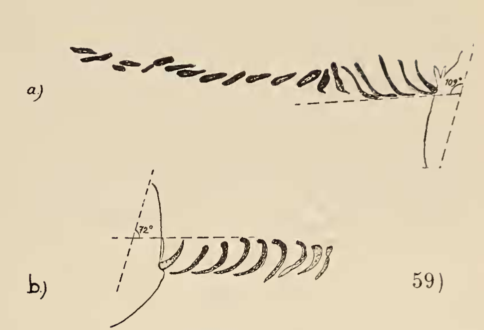


ABB. 58.

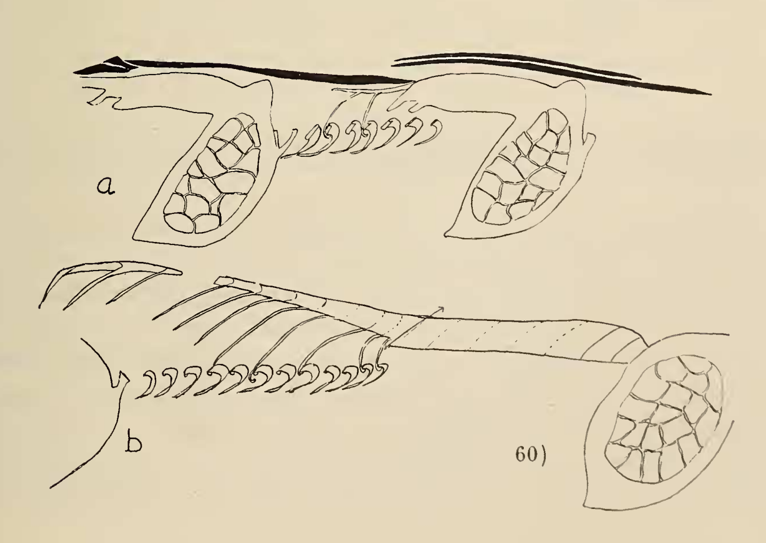
Mitte eines mittleren Ramus der Aussenfahne. Distalradien von Aussen. *a)* Schnatterente; *b)* Schmuckfeder ad. *c)* Sommerfeder ad.

ABB. 59.

Mandarinente ♂ ad. Schmuckfeder. Mitte eines mittleren Ramus der Aussenfahne. *a)* Querschnitt durch die Distalfahne; *b)* Querschnitt durch die Proximalfahne. Erkl. i. Text.

ABB. 60.

Vergleich der Verhakung von Schiller- und Schwungfederrami aus der Mitte der Aussenfahne. Schnitte in Längsrichtung der Hakenradien.
a) Mandarinente ♂ ad. Schmuckfeder.
b) Schnatterente ♂ 13. Schwungfeder.



Zone der Schnatterente, geschnitten in Längsrichtung der Hakenradien, um die verschiedenen Abstände der Distal- und Proximalfahne darzustellen. Da das Pennulum bei der Torsion ein wenig aus der Längsebne der Basallamelle herausdreht, ist es nicht möglich, einen ganzen Radius im Schnittbild zu sehen. Auf der Abb. 60 sieht man darum die Basallamelle eines Radius und die Pennula der aussen oder innen folgenden Radien.

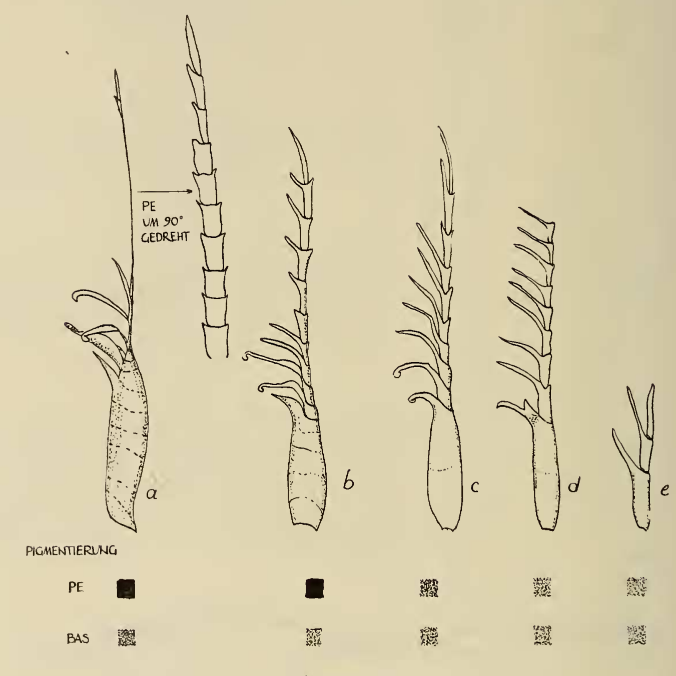


Abb. 61.
Mandarinente ♂ ad. Schmuckfeder. Mitte der Aussenfahne. Umwandlung der Schillerstruktur zur „ Normalstruktur “ an der Basis des Ramus.

Etwa 60 Radien vor der Vereinigung des Ramus mit dem Schaft werden die Pennula wieder kürzer, ihre Torsion schwächer, so dass auf kurze Strecke wie an der Spitze des Ramus eine Samtstruktur entsteht. Zwischen dem 30. und 40. Radius wird die Torsion des Pennuli ganz aufgehoben. An gleicher Stelle erhalten sowohl die apicalen als auch die basalen Zellen des Pennuli ventrale Fortsätze. Die Pigmentierung des Pennuli bleibt aber noch für einige Radien so schwarzbraun, wie man es in der optimalen Schillerzone findet — ein Indiz dafür, dass die Verbreiterung der

Pennulumzellen nicht, wie Rensch annimmt, eine Folge der intensiven Pigmentierung ist, sondern unabhängig von der Pigmentierung auftritt. Erst wenn sich das ganze Pennulum zur Normalstruktur mit ventralen Fortsätzen umgewandelt hat, wird es auch heller pigmentiert, wie es Abb. 61 *c* zeigt. In diesem Gebiet verschmälert sich ausser dem Pennulum die Basallamelle und die für das Schillergebiet charakteristische dorsale Wölbung der Basallamelle verschwindet. (Vergl. Abb. 61 *a* mit Abb. 61 *c*.)

Einen Vergleich eines Schillerradius der Aussenfahne der Schmuckfeder mit einem Radius aus entsprechendem Gebiet der adulten Sommerfeder und Schnatterentenfeder gibt Abb. 58.

In der Discussion über die verschiedenen Ausbildungen der Radien der Innenfahne wurde gezeigt, dass die Sommerfeder, als Schwungfeder bewertet, einen recht wenig differenzierte Feder darstellt. Hier zeigt sich ein weiteres Merkmal dieser Feder, oder ein Kennzeichen des allgemeinen Typus einer Konturfeder überhaupt, dass nämlich Innen- und Aussenfahne in ihrem Aufbau sehr ähnlich sind, im Gegensatz zur eigentlichen Schwungfeder oder zur Schmuckfeder.

Auf die physikalischen Ursachen des Schillerns wird auf S. 596 eingegangen werden.

Die Proximalradien.

Die Proximalradien an der Spitze des Ramus sind ungewöhnlich dünn und liegen dem Ramus dicht an. Abb. 56 zeigt, dass sie auf diese Weise mit den Spitzen der basal folgenden Rami die scharfe Kontur der Aussenfahne bilden. Ihre Differenzierung zu Bogenradien verläuft gleichartig wie bei denen der Innenfahne. Ihre Struktur nimmt an der Umwandlung der Hakenradien zu Schillerradien insofern teil, als sowohl Pennulum wie auch Basallamelle kürzer werden als die entsprechenden Radien der Unterarmschwungfeder der Schnatterente und der im Sommer entstehenden Feder des Mandarinentenmännchens. Eventuell findet diese Verkürzung ihre Erklärung darin, dass die Rami hier dichter zusammenstehen als bei der Schnatterente, die als Typus der normalen Schwungfeder gewählt wurde. (Die gleiche Erscheinung habe ich bei den Schillerradien des Stockentenspiegels festgestellt. Dort findet man auch, verbunden mit einer grösseren Dichte der Rami im Vergleich zu optisch undifferenzierten Federn, eine Verkürzung der Bogenradien.)

Der Vergleich mit dem Bogenradius der Schnatterente aus gleichem Gebiet zeigt die schon oben erwähnte grössere Länge des Bogenradius der Schwungfeder. Ausserdem sind die ventralen Zähne bei den Bogenradien der Schnatterente intensiver ausgebildet, der ganze Radius ist stärker gekrümmt und die wellenförmige Ausbildung der ventralen Kante ist intensiver. Die Bogenradien der Sommerfeder des adulten Mandarinentenmännchens sind entsprechend der längeren Ausbildung der Hakenradien am längsten von allen drei besprochenen Typen (Abb. 62).

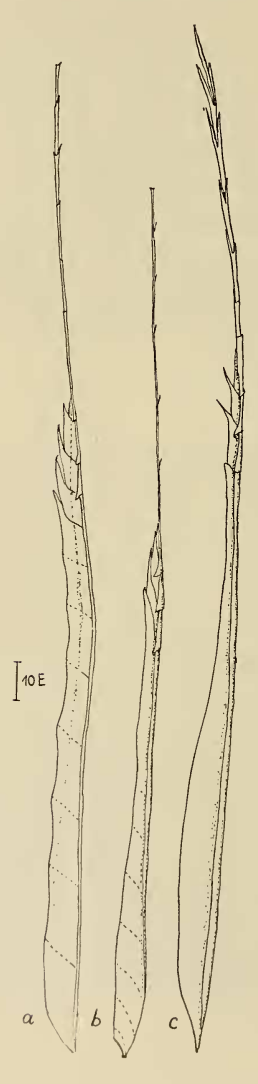


Abb. 62.
Mittlerer Ramus der Aussenfahne. Proximalradien der Ramusmitte.
a) Schnatterente;
b) Schmuckfeder;
c) Sommerfeder.

D. Die Reaktionsmöglichkeiten der 13. Schwungfederpapille von Aix galericulata im Zyklus eines Jahres

1. *Die Federn der Männchen*

Das Wachstum der Schmuckfeder beginnt Anfang September nach Ausfallen der Sommerfeder. Die Zeitspanne vom Ausfallen der Sommerfeder bis zur Beendigung des Wachstums der Schmuckfeder dauert 45—50 Tage. Gleichzeitig wachsen proximal von der Schmuckfeder drei kleine Schmuckfedern (s. Kap. III a). Das Wachstum der Schmuckfeder fällt zusammen mit der Mauser des übrigen Kleingefieders. Das Prachtkleid wird bis Ende Mai getragen. Es fallen dann die Schmuckfedern und die übrigen Körperfedern aus. Die Mauser des Kleingefieders war bei allen fünf von mir untersuchten Enten spätestens Emde Juni beendet; das Wachstum der Sommerfeder Mitte Juni bis Anfang Juli. Das Wachstum der Sommerfeder dauert 42—45 Tage. Die Mauser der Schwungfedern erfolgte bei einem Mandarinentenmännchen Mitte Juli, bei den übrigen erst Mitte August. Das Wachstum der Schwungfedern war bei einem Männchen noch nicht ganz beendet, als das Ausfallen der Sommerfeder und der proximal davon liegenden Federn einsetzte. Die Sommerfeder fällt jedoch nie zusammen mit den distal nachbarten Schwungfedern aus, sondern immer später als jene. In diesem Zusammenhang erscheint es mir wichtig, dass zwei Arten der Gattung Anas, nämlich *Anas platyrhynchos* und *Anas strepera* ein ganz anderes Verhalten der 13. Schwungfeder des Unterarmes zeigen: Wird die 13. Schwungfeder wie bei *Anas plat.* nur einmal im Jahr gemausert, so findet das Ausfallen dieser Feder zusammen mit den anderen Schwungfedern im Juni statt. Wird sie jedoch wie bei *Anas strep.* zwei mal im Jahr gemausert, so wird sie (beim Männchen) einmal im Juli zusammen mit den übrigen Schwingen gemausert und ein zweites Mal im September ziemlich zu Beginn der Mauser des Kleingefieders ins Winterkleid. Die Schmuckfederpapille des Mandarinentenmännchens gehört also in Bezug auf die Mauserverhältnisse nicht mehr zum Gefieder des Flügels, sondern zum Kleingefieder.

Der Ausgeprägte Gestaltwechsel Schmuckfeder/Sommerfeder wirft folgende Fragen auf: 1. Wie oft können gerupfte Schmuckfedern regeneriert werden? 2. Welche Potenzen hat die 13. Schwung-

federpapille des Unterarmes in den Mauserzwischenzeiten, das heisst, wie lange dauert die Möglichkeit zur Bildung der Schmuckfeder und wie lange diejenige zur Bildung der Sommerfeder. 3. Wie verändern sich die Radien in den Regeneraten.

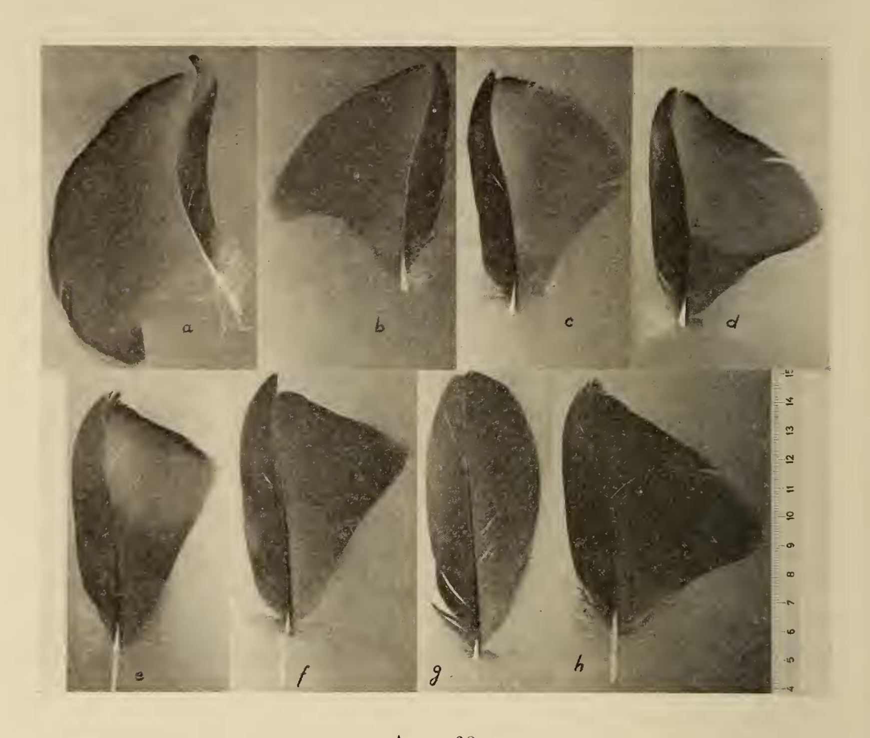


Abb. 63.

Renegate adulter Schmuckfedern.
a) Optimale Schmuckfeder, Herbst- Januar.
b) Regenerat vom 16.I.
c) Reg. vom 18.II.
d) Reg. vom 16. III.
e) Reg. vom 13. IV.
f) Reg. vom 21. V.
g) Sommerfeder.
h) Reg. vom 22. VI.

1. Rupfungen an Schwungfedern der Stockenten ergaben fünf bis sechs Regenerate derselben Federpapille zwischen zwei Flügelmausern. Dagegen regenerieren ausgezogene Schmuckfedern der Mandarinente nur zwei- höchstens dreimal. Dies mag im Zusammenhang mit der breiten Federfahne stehen,

die jedesmal neu von der Federpapille gebildet werden muss. Werden dagegen Schmuckfedern und deren Regenerate im Wachstum gerupft, so reagieren sie mehr als dreimal.

2. Die Gestalt der Regenerate. Regenerate der im Oktober bis Dezember gerupften Schmuckfedern nähern sich sowohl in Gestalt als auch in der Färbung der Optimalfeder. (Abb. 63 *a*.)

Ab Mitte Januar wuchsen Regenerate, die zum Teil noch sehr stark an die Optimalfeder erinnern, zum Teil dieser gegenüber Reduktionserscheinungen aufweisen: Die Krümmung des Schaftes ist schwächer als bei der Schmuckfeder. An der Innenfahne wird, vor allen Dingen im basalen Teil der Fahne, der Winkel Schaft/Ramus spitzer. Ihre Rami werden kürzer und die Krümmung nimmt ab. Auf diese Weise wird die Fläche der Innenfahne kleiner als bei der Optimalschmuckfeder. Die Färbung der Feder ist jedoch weniger verändert als ihre Gestalt: Der Samt- und Weissrand sind ein wenig verkürzt, was aber lediglich auf der Verkleinerung der Gesamtfahne beruht. Das Orangegebiet, welches bei der Optimalfeder an seiner Basis weisslich ist, wird beim Regenerat vom Januar grau. Auf der Aussenfahne bleibt der Blauschiller in seiner bei der Optimalfeder vorhandenen Intensität erhalten. Das Orangegebiet an der Spitze der Aussenfahne wird kleiner und zum Teil durch blauschillernde Rami ersetzt. (Abb. 63 *b*.)

Die Regenerate von Mitte Februar zeigen die eben beschriebenen Erscheinungen verstärkt. Die Verkürzung der Rami der Innenfahne schreitet von basal nach distal fort. Durch diese Verkürzung und die spitzere Winkelstellung Schaft/Ramus wird der bei der optimalen Schmuckfeder nach basal weisende Zipfel der Innenfahne mehr nach distal verschoben. Das schon bei dem Januarregenerat aufgetretene Grau der Fahnenbasis schreitet gegen distal vor, wobei jedoch die Grenze Grau/Orange nicht in einer Geraden verläuft, sondern in einer u-förmigen Linie, die am Federrand und Schaft weiter distal reicht als in der Mitte der Innenfahne. Auf der Aussenfahne wird die Grenze Orange/Blau im distalen Federteil unscharf, das bedeutet, es liegen mehr Radien in der Übergangszone Orange/Schiller als bei den optimalen Schmuckfedern (Abb. 63 *c*). Auch bei den Spiegelfedern der Stockente zeigt sich, dass mit Auflösung des typischen Musters die Übergangszonen zwischen zwei Farbgebieten breiter werden.

Bei den im März erhaltenen Regeneraten zeigt sich eine ziemliche Variation im Grad der Reduktion des Schmuckfedertypus. Es gibt Federn, die noch den Regeneraten vom Februar gleichen, und andere, bei denen der basale Graubezirk schon fast bis zur Mitte vorgeschritten ist. Die Samtzone der Innenfahne verkürzt und verschmälert sich. Auf der Aussenfahne beobachtet man ein deutliches Längerwerden der Rami. Ihre Stellung zum Schaft wird weitwinkliger, so dass die Federfahne breiter wird. (Abb. 63 *d.*)

Im April erhielt ich Regenerate, die voneinander noch stärker als die im März gewonnenen abwichen. Ein Regenerat eines Tieres, das am 13. 4. gerupft worden war, zeigt folgende Gestalt: Der Schaft ist länger als die vorher im Jahr erschienen Regenerate, und ist fast so lang wie der der Sommerfeder. Die Rami sind in der basalen Hälfte der Feder fast ganz gerade und nur noch im distalen Teil gekrümmt. Während die Winkel Ramus/Schaft so spitz werden, dass sie den Stellungen für die Sommerfeder entsprechen, werden sie auf der Aussenfahne so stumpf, dass sie denen der Innenfahne gleichkommen. Ein weisser Rand der Innenfahne ist nicht mehr vorhanden. Vom Samtrand bleibt nur noch ein schwach samtartig schillerndes Gebiet an der Spitze der Innenfahne übrig. Dies ist ein Zeichen dafür, dass die Samtradien wohl noch schwarz pigmentiert sind, aber nicht mehr ganz senkrecht gestellt werden. Bis auf diese Schillerregion ist der ganze Rand der Innenfahne und die basale Hälfte grau. Auf der Aussenfahne ist kein eigentliches Schillergebiet mehr vorhanden, sondern die ganze Fahne ist grau mit einem leichten Schiller im Mittelgebiet. (Abb. 63 *e.*) Eine Feder, die sich vom 21.4. an regenerierte, erscheint als vollkommen typisch ausgebildete Sommerfeder.

Bis zum 25. Mai erhielt ich noch Regenerate, die der ersten für den April beschriebenen Feder ähnlich sehen. Nur ist bei allen diesen Regeneraten das Orange nicht mehr scharf gegen Grau abgesetzt, sondern die ganze Feder ist grau mit einer orangenen Tönung im distalen Gebiet. Die Gestalt und Färbung der übrigen im Mai erhaltenen Federn entspricht der normalen 13. Unterarmschwinge der Weibchen (s. S. 586) (Abb. 63 *f*) oder der Sommerfeder adulter Männchen.

Die Verschiedenheit der Regenerate im April und Mai wird vielleicht durch folgenden Sachverhalt verständlich: Bei den Regeneraten vom April und Mai bildeten immer die Papillen, aus denen

die Schmuckfeder nur einmal gerupft worden war, Federn vom Sommertypus aus, dagegen bildeten die Papillen, bei denen die Federn schon zwei- oder dreimal gerupft worden waren, die für den April und Mai beschriebenen Übergangsfedern aus. So wurde z. B. bei einem Männchen Anfang Mai die rechte Schmuckfeder zum drittenmal nach Beendigung ihres Wachstums gerupft, die linke dagegen zum erstenmal. Die linke regenerierte zur Sommerfeder, wie es Abb. 63*g* zeigt, die rechte zu einer Feder, wie es für den Mai beschrieben wurde. (Abb. 63 *f*.) Hierin zeigt sich, dass für die Ausbildung der Sommerfeder nicht nur das Hormonniveau allein verantwortlich ist, sondern auch der Zustand der einzelnen Federpapille.

In der Zeit vom 20. Mai bis 10. Juni fielen bei allen nicht gerupften Männchen die Schmuckfedern aus und bildeten Sommerfedern. (Abb. 63 *g*.)

Wie lange dauert nun die Potenz zur Bildung der Sommerfeder ? Zur Klärung dieser Frage beschreibe ich einen Einzelfall von Monat Juni: Ein Männchen verlor seine linke Schmuckfeder in der Zeit vom 10. bis 12. Juni. Aus der Papille wuchs eine vollkommen normale Sommerfeder, deren Wachstum am 14. Juli beendet war. Die Schmuckfeder der rechten Seite war im Laufe des Winters abgeschnitten worden. Dieser Kiel fiel zum Zeitpunkt der Mauser der linken Schmuckfeder nicht aus. (Man kann es häufig beobachten, dass Kiele abgeschnittener Federn bei der Mauser des übrigen Gefieders nicht ausgestossen werden, sondern erst etwas später.) Der Kiel wurde am 22. 6. ausgezogen. Es wuchs ein Regenerat, dass in der Gestalt und Färbung schon wieder der Schmuckfeder ähnlich sieht. Die Färbung der Innenfahne ist im apicalen Teil Orange/Grau und im basalen Teil Grau. In der Mitte der Aussenfahne zeigt sich eine ziemlich intensiv schillernde Zone. Die Färbung dieser Feder entspricht etwa den Regeneraten vom Mai. (Abb. 63 *h*.) Ab Mitte Juli gerupfte Sommerfedern regenerierten als fast ausgebildete Schmuckfedern.

3. Die Umwandlungsformen der Radien. Was entspricht nun den makroskopischen Veränderungen in den Regeneraten der Schmuckfeder im Bau der Radien ? Um dieses zu untersuchen, prüfte ich Radien aus den Gebieten der Schmuckfeder, in denen die Umwandlung von der Schmuckfeder zur Sommerfeder am stärksten sichtbar ist.

a) *Die Samtzone der Innenfahne.*

Bei allen untersuchten Regeneraten wurde der 20. Ramus basal der Federspitze herausgeschnitten und jeweils der 30.—35 und der 70.—75. Radius basal der Ramusspitze untersucht. Bei Regeneraten vom Herbst bis Januar ist sowohl Pennulum als auch Basallamelle schwarz pigmentiert. Das Pennulum ist etwa doppelt so lang wie die Basallamelle, wobei aber der ganze Radius kürzer als derjenige der Sommerfeder ist. (Abb. 64 *a.*)



Abb. 64.

Schmuckfederinnenfahne. 20. Ramus Proximal der Schaftspitze, 70. Riadus basal der Ramusspitze.
a) Reg. von Sept.-Dez.
b) Reg. vom Januar.
c) Reg. vom Februar.
d) Reg. vom März.
e) Reg. vom April.
f) Gleiches Regenerat wie e, aber 35. Radius.

Die Basallamelle ist ungewöhnlich kurz und besteht nur aus 5 Zellen, gegenüber 8 bis 10 bei der Sommerfeder. Das Pennulum ist im basalen Teil um 90 Grad gegenüber der Dorsalkante der Basallamelle gedreht, so dass seine Kante gegen dorsal zeigt. Im apikalen Teil des Pennulums dreht sich dieses wieder um 90 Grad zurück, so dass seine Fläche parallel zur Dorsalfläche der Feder steht. Der ganze Radius entspricht dem, wie es in Kap. III B. 2 für den Samtradius der Optimalschmuckfeder beschrieben wurde.

Den Samtradien im Januar und Februar fehlt die starke Rücktorsion der Pennulumspitze. Das ganze Pennulum weist mit seiner Dorsalkante nach dorsal (Abb. 64 *b*). Die Länge des Pennulums nimmt ab und die der Basallamelle zu.

Im März wird die Proportionsverschiebung zwischen Basallamelle und Pennulum noch stärker: Die Basallamelle wird länger, das Pennulum sehr kurz, und die Zahl der freien Pennulumzellen beträgt nur noch 6 gegenüber 8 bis 9 bei den Samtradien der Optimalfeder. Sie sind schmäler, als die vorher im Jahr erscheinenden Samtradien der Regenerate. (Abb. 64 *c*.)

Bei allen bis jetzt beschriebenen Samtradien ist die Pigmentierung die gleiche. Das Pennulum ist schwarz gefärbt und die Basallamelle fast ebenso dunkel. Der 35. und 70. Radius tragen die gleiche Samtstruktur.

Im Aprilregenerat dagegen findet man im Gebiet des 70. Radius kaum ein Zeichen von Samtstruktur mehr. Der ganze Radius ist braun gefärbt, mit einem Rest schwarzer Pigmentierung im Mittelgebiet. Die Gestalt des Radius entspricht der für die Radien der Sommerfeder typischen Struktur: Das Pennulum ist gegenüber den Samtradien verlängert, und alle seine Zellen tragen ventrale Fortsätze (Abb. 64 *d*). Etwas weiter aussen am Ramus gibt es jedoch auch bei dieser Feder noch Radien mit Samtstruktur (Radius 30—35). Diese sind besonders interessant, da sie in ihrer Gestalt Zwischenstufen zwischen Samt- und Sommerfederradien darstellen. Das Pennulum ist gegenüber dem im März verlängert, und seine Zellen tragen von basal nach apikal länger werdende ventrale Fortsätze, die jedoch kürzer sind als beim 70. Radius. Im Mittelgebiet des Pennuli zeigt sich eine schwache Torsion der Dorsalkante nach aussen. Die Pigmentierung ist noch dunkler als beim 70. Radius. (Abb. 64 *e*.)

Im Mai zeigen sich für den 70. Radius ähnliche Verhältnisse wie im April. Nur erscheint das Pennulum als Ganzes dunkler und samtähnlicher als dasjenige im April. Das ist darauf zurückzuführen, dass im April das Gebiet der 70. bis 75. Radius vollkommen aus dem Samtgebiet herausfällt, während bei dem Regenerat im Mai eine ziemlich breite Übergangszone vom Samt zum Orange-Gebiet führt, und der 70. Radius in diesem Übergangsgebiet liegt. Der Radius 30 bis 35 weist auch hier wieder stärkere Samtstrukturen auf als der 70., jedoch sind sie gegenüber denen vom April deutlich reduziert: Die Zellen des Pennuli sind schmäler und tragen längere ventrale Fortsätze als die Zellen jener Radien. Erst etwa beim 90. Radius basal der Ramusspitze zeigt sich ein ähnliches Bild wie beim 70. Radius im April. Abb. 65 versucht diese verschiedenen Reduktionsstufen zu veranschaulichen.

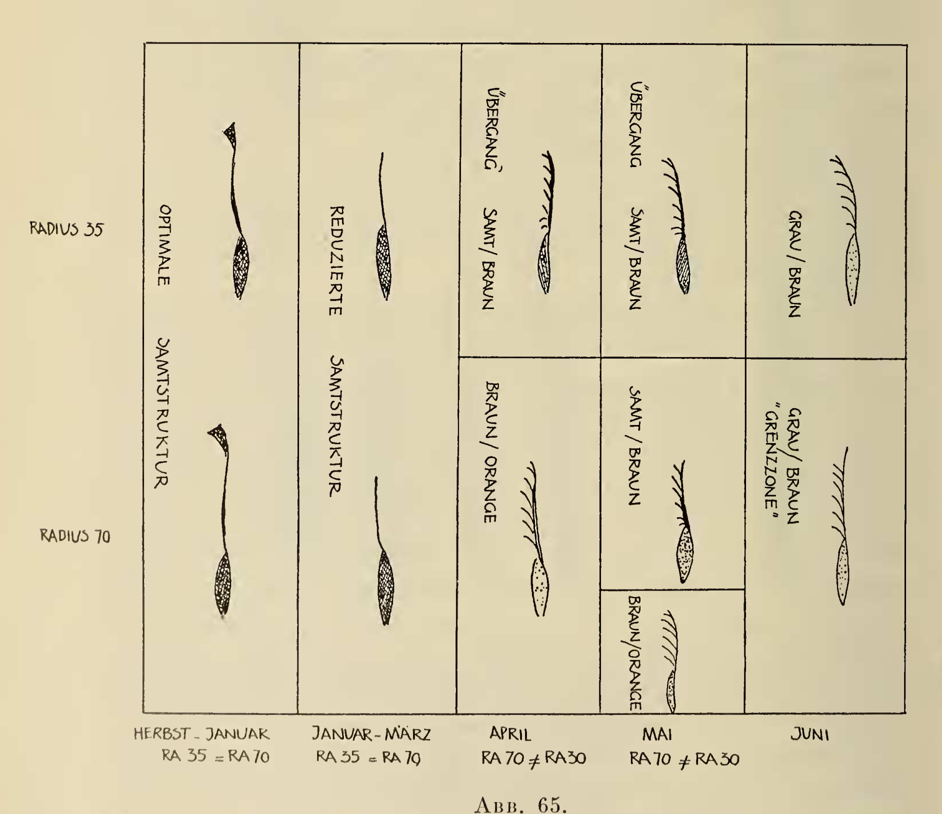


Abb. 65.
Schema der Radienumwndlung der Samtzone von September bis Juni.

Bei der Sommerfeder zeigen die Radien der entsprechenden Zone ein gleiches Bild wie die Radien aus anderen Gebieten der Innenfahne.

Die Umschlagfeder von Sommer zum Winter, die Ende Juni wächst, zeigt in der Samtzone ähnliche Strukturen wie die Regenerate im April. Die Zellen des Pennuli der Radien im äusseren Gebiet des Ramus (Radius 30) sind breiter als im Mai und tragen nur im distalen Gebiet ventrale Fortsätze. Ihre Pigmentierung ist fast samttypisch, d. h. das Pennulum ist schwarz und die Basallamelle dunkelbraun. Die Radien in inneren Teilen des Ramus (Radius 70) zeigen im Pennulum eine leichte Schwarzfärbung und sind in der Basallamelle nicht so braun gefärbt wie der 30. Radius. (Abb. 66 *a*, *b*.)

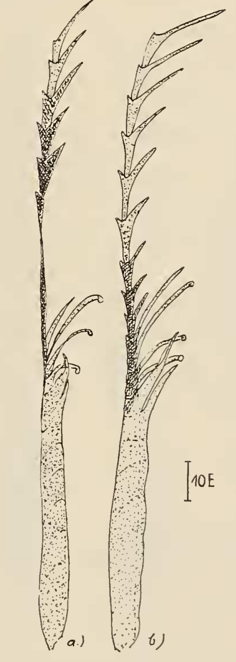


Abb. 66.
Schmuckfederinnenfahne. Übergang Sommerfeder zur Schmuckfeder. Reg. vom Juni.
a) Entsprechender Radius wie Abb. 64 *f)*.
b) Entsprechender Radius wie Abb. 64 *e)*.

Aus den oben beschriebenen Radientypen der Samtzone der Schmuckfeder und ihren Regeneraten zeigt sich, dass die Umwandlung von der Winter- zur Sommerfeder in zwei Stufen erfolgt: 1. Im Januar und Februar, also bei Regeneraten, die makroskopisch nur in Bezug auf die Gestalt reduziert sind, kommt es zu einem Radientyp, den man als reduzierten Samttypus gegenüber dem

Optimalsamtradius auffassen kann. Das Samtpennulum ist kürzer, die Rücktorsion fehlt. Die Pigmentierung ist jedoch genau gleich wie bei der Optimalfeder. Die Radien zeigen noch keine Eigenschaften, die den Sommerfederradien zukommen. Erst bei den Regeneraten im April und Mai zeigen vor allem die aussen am Ramus liegenden Radien Übergangsformen, die zu den Sommerfederradien hinweisen. Bei diesen Umwandlungstypen bleibt die Samtstruktur am längsten im Mittelgebiet des Radius erhalten. Das gleiche gilt für die Pigmentierung. Abb. 65 veranschaulicht diese Verhältnisse.

b) *Das Orangegebiet der Innenfahne.*

Im Orangegebiet sind mit dem Übergang zur Sommerfeder keine solchen gestaltlichen Veränderungen verbunden wie im Samtgebiet. Es verändert sich lediglich die Pigmentierung und die Gestalt der Pennulumzellen und ihrer ventralen Fortsätze: Bei den Orange-Radien der Optimalschmuckfeder sind die Zellen des Pennuli im apikalen Teil etwas breiter als im basalen. Die apikalen 7 bis 8 Zellen tragen nur kurze ventrale Fortsätze. In den Regeneraten vom Februar an beginnen sich diese zu verlängern. Bei den Regeneraten vom März und April wird die Verlängerung der ventralen Fortsätze noch intensiver. Im April setzt die Braunpigmentierung zuerst am Pennulum und erst in Mairegeneraten an der Basallamelle an. (Abb. 67.)

c) *Die Schillerzone der Aussenfahne.*

In der Aussenfahne wurde genau wie in der Samtregion der Innenfahne bei allen untersuchten Regeneraten der entsprechende Ramus herausgeschnitten und von diesem mehrere Radien untersucht. Abb. 68 *a* zeigt die für den Schillerradius der Optimalfeder typische Struktur, wie sie bereits beschrieben wurde. Im Januar und Februar haben die Radien der Regenerate gleiche Gestalt und Färbung wie bei der Optimalfeder.

Im Regenerat vom März wird das Pennulum kürzer, und seine Torsion beträgt nur noch 90 Grad gegenüber der Dorsalkante der Basallamelle. (Abb. 68 *b*.)

Die Regenerate im April weisen schillernde Radien auf, die schon an die Gestalt der Radien bei den Sommerfedern erinnern.

Nur ist das Pennulum länger als bei den eigentlichen Sommerfederradien und die Basallamelle kürzer. Die Pigmentierung des Pennuli ist fast schwarz, die der Basallamelle mittelbraun. (Abb. 68 *c.*)

Betrachtet man beim Regenerat vom April einen Radius, der in einem basaleren Ramus als die oben untersuchten liegt, dort, wo sich auch makroskopisch noch ein intensiver Schiller zeigt, so

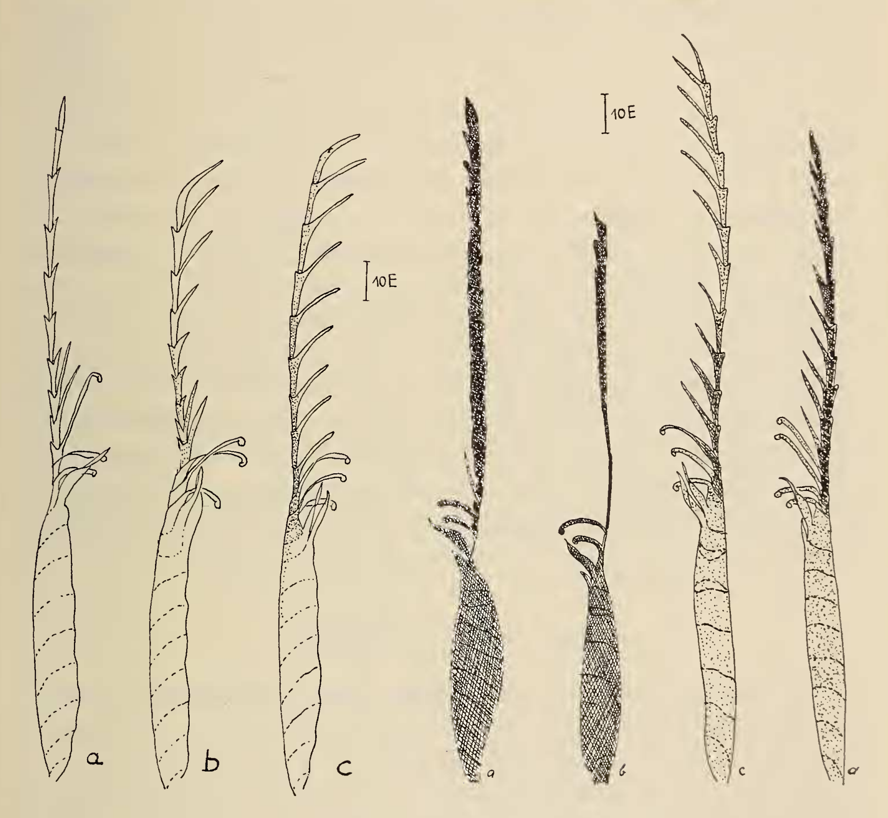


Abb. 67.

Umwandlungsstufen von Schmuckfeder- zu Sommerfederradien aus dem Orangegebiet eines distalen Ramus der Innenfahne. Die dunkle Schattierung gibt die zunehmende Braunpigmentierung an.

a) Reg. Herbst bis Dezember.
b) Reg. vom März.
c) Reg. vom April.

Abb. 68.

Umwandlung von Schmuckfeder- zu Sommerfederradien. Mitte der Aussenfahne. Schillergebiet.

a) Reg. von Sept. bis Dez.
b) Reg. vom März.
c) Reg. vom April.
d) Reg. vom April etwas basal von a-c.

weist dieser noch ein verbreitertes Pennulum und eine Torsion um etwa 90 Grad auf. Die Zellen des Pennuli tragen alle ventrale Fortsätze, was darauf hinweist, dass diese Radien Zwischenstufen von Schillerradien und Sommerfederradien darstellen. (Abb. 68 D.)

Das Regenerat vom Mai zeigt keine intensiven Veränderungen gegenüber demjenigen vom April. Nur in der Mitte der Federfahne, im noch am stärksten schillernden Gebiet, sind die ventralen Fortsätze etwas gegenüber denen im April verlängert. Bei der Zwischenfeder im Juni, die auf der Aussenfahne schwach schillert, zeigen sich Radien, deren Pennulum vor allem im basalen Teil wieder eine Verbreiterung und fast Schwarzpigmentierung der Zellen aufweist. Im apicalen Teil des Pennuli sind seine Zellen noch nicht verbreitert. Die Torsion des Pennuli gegenüber der Dorsalkante der Basallamelle beträgt etwa 75 Grad. Es zeigt sich, dass bei der Schillerstruktur eine ähnliche Ordnung des Reduktionsvorganges von Schmuckfeder- zu Sommerfederstruktur auftritt wie bei den Samtradien: Im März erhält man ein Regenerat, dessen Schillerradien ein kürzeres Pennulum und eine geringere Torsion aufweisen als die der Optimalfeder. Es treten jedoch noch keine Kennzeichen der Sommerfederradien auf. Erst bei den Regeneraten im April zeigt sich im Auftreten der ventralen Fortsätze und Schmälerwerden der Pennulumzellen eine Umwandlung zur Sommerfeder. Es geht also der Veränderung der Schillerradien zu Sommerfederradien eine „Verarmung“ der Optimalstruktur voraus.

2. *Die Federn der Weibchen*

Im Gegensatz zu den Schmuckfedern der Männchen unterliegen die an gleicher Stelle stehenden Federn der Weibchen den Mauserzeiten der übrigen Schwungfedern. Die 13. Schwungfeder des Unterarmes wird bei ihnen Mitte August zusammen mit den übrigen Schwungfedern neu gebildet. Das Wachstum dauert aber etwas länger als das der Schwungfedern, 38—40 Tage.

Swetosarow gibt für die Regenerationszeit von Schwungfedern bei Stockenten 60—70 Tage an. Diese Angabe wird in der Literatur oft zitiert. Bei genauer Durchsicht der aufgeführten Arbeit von Swetosarow zeigt sich jedoch, dass es sich bei seinen Messungen um Handschwingen handeln muss. Eigene Messungen von Regeneraten an Schwungfedern des Unterarmes bei Stockenten ergaben

jedoch eine Regenerationszeit von 38 Tagen. Messungen an Handschwingen wurden leider nicht durchgeführt. Dagegen ergaben Messungen an normal wachsenden Federn bei Mandarinenten folgende Werte: 6. Handschwinge 31—33 Tage, 1. Schwungfeder des Unterarmes 28 Tage, 12. Schwungfeder 31 Tage. [1] Diese Messungen wurden an mehreren Individuen nachgeprüft. Aus diesen Ergebnissen scheint mir die Angabe von 60—70 Tagen Wachstumsdauer selbst für Handschwingen bei Stockenten zweifelhaft. Auf keinen Fall darf sie für Schwungfedern bei Stockenten verallgemeinert werden.

Die 13. Schwungfeder des Mandarinweibchens wird ebenso wie die distal benachbarten Schwungfedern nicht noch ein zweites Mal gemausert. Damit bilden sie einen Gegensatz zu den Weibchen von *Anas plat.* und *Anas strepera*, bei denen sich die 13. Schwungfedern in Bezug auf die Mauserzahl wie diejenigen der Männchen verhalten, wenn auch die Mauserzeiten verschieden sein können.

Wie verhält sich diese Federpapille in den Monaten Januar bis Juni, das heisst in der Zeit, wo bei den Männchen die Zwischenstufen zwischen Schmuck- und Sommerfeder experimentell zu erzeugen sind. Auf eine am 23. 2. gerupfte Feder folgt ein Regenerat, das gegenüber der normalen Feder durch ihre grössere Symmetrie und das Fehlen jeglicher orangenen Färbung der Innenfahne auffällt. Diese Feder wurde am 13. 4. zum zweitenmal, nach Beendigung ihres Wachstums gerupft. Das Regenerat stellte eine ähnliche Feder wie die vorhergehende dar, nur war sie noch schmäler, und entspricht in ihren Symmetrieverhältnissen am ehesten der auf Abb. 7 *a* gezeigten 13. Unterarmschwinge der Moorente. (Abb. 69.)

In der mikroskopischen Analyse zeigen sich folgende Strukturen: Die bei der Mauser gewachsene Feder zeigt in der Zone, die dem Samtteil der Schmuckfeder der Männchen entspricht, ziemlich dunkel gefärbte Radien, die federdorsal gesehen, ein dunkel gefärbtes, schwach schillerndes Pennulum zeigen. Dieses ist um ein Drittel länger als die Basallamelle. Das ganze Pennulum ist gegenüber der Dorsalkante der Basallamelle um etwa 90 Grad nach aussen gedreht. (Abb. 70 *a*.) Der Radius entspricht in seiner Länge etwa den entsprechenden der Männchen aus den Regeneraten vom Mai.

[1] Der Zeitpunkt der Messungen der Mandarinenten beginnt beim Austritt des Blutkiels aus der Papille. Es müssen hier ca. 10 Tage hinzugezählt werden, die der Blutkiel in der Papille wächst.

Die Regenerate von Dezember bis Februar fallen durch ein viel kürzeres Pennulum gegenüber der Normalfeder auf. Auch die dunkle Pigmentierung ist bei diesen Radien durch Grau/Braun abgelöst. (Abb. 70 *b*.)

Das Regenerat vom April zeigt in seiner Gestalt keine Unterschiede der Radien zu denen vom Dezember bis Februar. Betrachtet man jedoch bei allen drei Radientypen die Stellung der Hamuli, so zeigt sich, dass die Stellung des an apicaler Stelle stehenden

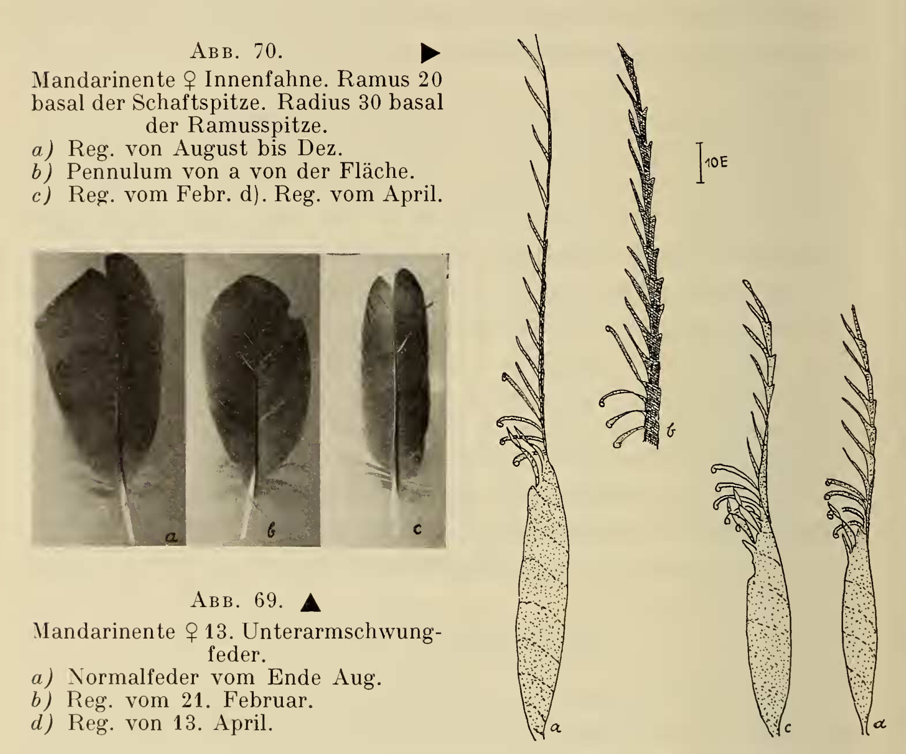


Abb. 70. ▶
Mandarinente ♀ Innenfahne. Ramus 20 basal der Schaftspitze. Radius 30 basal der Ramusspitze.
a) Reg. von August bis Dez.
b) Pennulum von a von der Fläche.
c) Reg. vom Febr. d). Reg. vom April.

Abb. 69. ▲
Mandarinente ♀ 13. Unterarmschwungfeder.
a) Normalfeder vom Ende Aug.
b) Reg. vom 21. Februar.
d) Reg. von 13. April.

Hamulus zur Achse des Pennulums von der Normalfeder bis zum Aprilregenerat immer weitwinkliger wird. Wie in Kap. III B, 1 gezeigt wurde, ist die enge Winkelstellung des apicalen Hamulus charakteristisch für die breite Fahne der Schmuckfeder beim Männchen. In der fast senkrechten Stellung der Hamuli beim Aprilregenerat des Weibchens zeigt sich also, dass auch hier den makroskopischen Veränderungen der Federfahnen kleinste Veränderungen der mikroskopischen Struktur parallel laufen. Im mittleren Teil der Innenfahne, die bei der Feder des Weibchens

auch etwas verbreitert ist, zeigen sich folgende Radienstrukturen in den Regeneraten: Bei der Normalfeder ist der apicale Teil des Pennuli und die Basallamelle Orange/Braun pigmentiert. Dagegen ist der mittlere Teil des Pennuli dunkler. Die Kombination dieser Färbungen bedingt die Orange/Braune Gesamttönung der Innenfahne. (Abb. 71 *a*.) (Auf allen Abbildungen dieses Abschnittes bedeuten weisse Radien Orange-, während die zunehmende

Abb. 71.
Mandarinente ♀ Innenfahne. Radien aus der Mitte der Innenfahne. weiss: Orange. Punktiert: Braun.
a) Reg. von August bis Dezember.
b) Reg. vom Februar.
c) Reg. vom April.

Braun- oder Schwarzpigmentierung in Schwarztönen angegeben ist.) Bei den Regeneraten von Dezember bis Februar und denen vom April wird die Färbung des ganzen Radius gleichmässig Braun/Grau. An der Struktur der Radien findet keine wesentliche Veränderung statt. Ihre Basallamelle wird zunehmend kürzer und das Pennulum etwas länger, so dass die Länge des ganzen Radius gleich bleibt. Die Stellung der Hamuli ändert sich, wie es für den distalen Bereich der Innenfahne beschrieben wurde. (Abb. 71 *b*, *c*.)

Discussion und Zusammenfassung

Die Möglichkeit zur Bildung der Schmuckfeder reicht beim Männchen der Mandarinenten von August bis Januar, die zur Bildung der Sommerfeder beginnt frühestens Ende April und dauert bis Ende Juni. Während die Gestalt und Farbänderung in den Regeneraten von der Winter- zur Sommerfeder allmählich verläuft, vollzieht sich der Umschlag von der Sommerfeder zu der in der Gestalt der Winterfeder ähnelnden Zwischenfeder und der Schmuckfeder in einem viel kürzerem Zeitraum: Rupfungen von Dezember bis Mai ergeben ein gradweises Abnehmen der Schmuckfedereigenschaften. Regenerate im Juni und Juli dagegen zeigen ein plötzliches Zunehmen der Schmuckfedereigenschaften. Dies steht im Gegensatz zu dem von Henke (1938) untersuchten Kleingefieder der männlichen Stockente, bei dem im Frühjahr, das heisst vom Winter- aufs Sommergefieder, viel weniger Umschlagsfedern zu erzeugen sind als vom Sommer- aufs Winterkleid.

Wie sind nun Gestaltänderung und Pigmentierungsumwandlung in den Regeneraten miteinander korreliert ? Bei den Regeneraten im Januar und Februar ändert sich die Länge der Rami und ihre Krümmung, ohne dass die einzelnen Musterfelder sich in ihrer Pigmentierung umwandeln. Lediglich der basalste Teil der Feder erhält einen grauen Schimmer anstatt weiss wie bei der optimalen Schmuckfeder. Auch bei der Sommer/Winterfeder im Juni scheint es, als schlüge wieder die Pigmentierung weniger schnelle um als die Gestalt. Zu gleichem Ergebnis der Änderung der Gestalt v o r der der Pigmentierung kam Kuhn in seiner Arbeit von 1932.

Die einzelnen Gebiete der Schmuckfeder verhalten sich bei den Reduktionserscheinungen des Federmusters verschieden: Das Orange der Innenfahne wird nicht in seiner Färbung im ganzen schwächer, sondern es wird aus den einzelnen Gebieten der Fahne „zurückgedrängt". Es bleibt im distalen Gebiet der Innenfahne länger als im basalen Gebiet erhalten. Die Samt- und Weisszone am Rand der Innenfahne verliert sich, bevor das letzte Orange durch Grau abgelöst wird. Auch bei der Aussenfahne bleibt das Blau in einem mittleren Bereich noch im Mai zu beobachten. Das Gleiche findet man beim Umschlag von der Sommer- zur Schmuckfeder: Blau im Mittelgebiet der Aussenfahne und Orange in der distalen Mittelzone der Innenfahne sind die ersten Musterkompo-

nenten, die wieder „auftauchen". Es muss in der Feder eine Art von Gradientensystem liegen, welches auf im Wachstum mögliche Beeinflussung verschieden reagiert. Allgemein zeigt sich, dass bei der Schmuckfeder die distalen Regionen resistenter gegenüber dem Reiz für sommerliche Gestalt und Pigmentierung sind als die basalen. Abb. 72 veranschaulicht diese verschiedenen „Rückzugsgebiete" der einzelnen Musterfelder bei der Schmuckfelder.

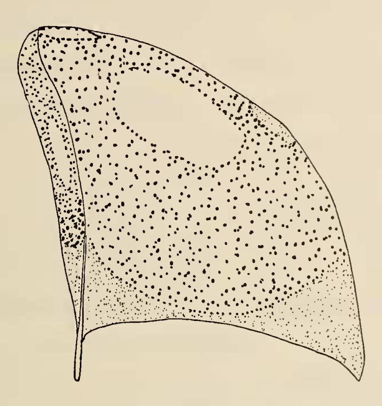


ABB. 72.
Schema zur Veranschaulichung der Reduktion des Schmuckfedertypus. Weiss: Gebiete, die fast bis zur Ausbildung der Sommerfeder schmuckfedertypisch blieben. Dicht punktiert: Gebiete, die vom März bis April variabel beeinflusst werden. Dünn punktiert: Gebiete, die zuerst die Schmuckfederfärbung verlieren.

KUHN (1932) und HENKE (1939) untersuchten die Umschlagfedern des Körpergefieders der männlichen Stockente. Beide stellten fest, dass die hormonale Beeinflussung der Bildung der Sommerfeder nicht entlang der Schaftachse verläuft, so dass bei Winter/Sommer Zwischenfedern die Spitze vom Wintertypus wäre und die Basis vom Sommerfedertypus, sondern die Schaftzone reagiert im allgemeinen leichter auf hormonale Beeinflussung als die Seiten der Feder. Jedoch stellt Henke fest — indem er für Umschlagsfedern 5 verschiedene Typen zeigt, wobei 1 die reine Winterfeder und 5 die Sommerfeder darstellt — dass bei den Zwischenfedern im Frühjahr immer der apicale Federteil einen niedrigeren Gruppenwert aufweist, also mehr der Winterzeichnung entspricht, als der basale Federteil. Bei der Umschlagsfeder vom Sommer- auf das Wintergefieder gehört die Federbasis jeweils einer höheren

Gruppe an als die Federspitze. Bei der Schmuckfeder der Mandarinente lassen sich keine solchen verschiedenen Reaktionen bei Winter/Sommer- oder Sommer/Winter-Umschlagsfedern feststellen. Es scheint eher, als würde beide Male die ganze Feder vom Umbildungsprozess ergriffen. Wahrscheinlich hängt dies mit der asymmetrischen Gestalt und ihrer veränderten Entwicklungsweise zusammen.

Beim Weibchen vollzieht sich in der zweiten Winterhälfte ein ähnlicher Prozess wie bei der männlichen Schmuckfederpapille: Die Regenerate werden vollkommen symmetrisch und erreichen eine Gestalt, die in nichts mehr an die Schmuckfeder der Männchen erinnert. Es kommt beim Weibchen zu einer noch reduzierteren Form des Musters, die beim Männchen nie zu erzeugen ist.

Durch die experimentellen Arbeiten von Swetosarow (1937), vor allem aber durch die Arbeit von Cavazza (1938) wurde gezeigt, dass das Prachtkleid der Männchen von *Anas plat.* ein durch Hormone nicht hervorzurufendes, genetisch bedingtes Artkleid ist. Man bezeichnet es daher auch als das n e u t r a l e Kleid. Das Federkleid der Männchen im Sommer und das der Weibchen im ganzen Jahr sind durch Ovarialhormone hervorzurufen. Ob das Sommergefieder der Entenmännchen jedoch durch ein steigendes Hormonpotential oder durch eine grössere Sensibilität des Männchens in den Frühjahrsmonaten hervorgerufen wird, ist noch nicht ganz geklärt. Das Kleid der Weibchen rührt nach der heutigen Auffassung daher, dass die Weibchen gegenüber der Beeinflussung durch Hormone empfindlicher sind als die Männchen. (Zusammenfassende Übersicht bei Padoa 1948.) Obwohl alle Untersuchungen bis jetzt nur bei *Anas plat.* gemacht wurden, ist anzunehmen, dass sich auch die Männchen von *Aix gal.* gleich verhalten, da erstens der Wechsel Sommer/Wintergefieder bei beiden Gattungen entsprechend verläuft, zweitens die Rupfungen an Schmuck- und Schwungfedern analoge Ergebnisse wie bei *Anas* ergeben.

Wie kann man sich die oben beschriebenen Parallelerscheinungen der Reduktion der Schmuckfederstrukturen bei Männchen und Weibchen der Mandarinente erklären ? Macht man für die Bildung der Sommerfeder des Männchens einen steigenden Hormonspiegel verantwortlich, so wird die Beeinflussung der wachsenden Regenerate auf folgende Art vorstellbar: Die optimale Schmuckfeder des Männchens wächst in Zeiten niedrigsten Hormonspiegels, sie gehört

wie die Spiegelfedern zum Artkleid von *Aix galericulata.* Der Hormongehalt steigt im Laufe des Frühjahres zu einer solchen Höhe an, dass es zur Bildung einer ganz reduzierten Schmuckfeder, als welche man die Sommerfeder auffassen kann, kommt. Das Hormonniveau des Weibchens zur Zeit der Flügelmauser entspricht dem des Männchens kurz vor der Bildung der Sommerfedern. So ist die Übereinstimmung der weiblichen Normalfeder mit den Regeneraten der Männchen im Mai erklärbar. Nach CARDROIT (1927, 32), der den Spiegel der Weibchen dem Artkleid, also dem Winterkleid der Männchen zuordnet, liegt die Reizschwelle auf ein weibliches Hormon bei den Schwungfedern höher als bei den Körperfedern. Daher bilden die Weibchen trotz anderer Färbung der Körperfedern auf dem Flügel das Artkleid aus. Betrachtet man die 13. Schwungfeder des Weibchens als zugehörig zum Spiegelgebiet, so erklärt sich, dass sie zur gleichen Zeit, wo das übrige Körpergefieder weibchenfarbige Federn bildet, eine Feder hervorbringt, die in bezug auf das Muster der Schmuckfeder weniger reduziert ist als die Sommerfeder des Männchens.

Im Laufe des Winters und des Frühlings steigt nun der Hormonspiegel derartig an, dass es zu Regeneraten kommt, die eine weitere Reduktionsstufe der Schmuckfeder darstellen. Diese Reduktionsstufen werden von den Männchen nie gebildet. Die Papille des Männchens bildet immer noch Federn aus, die auf Eigenschaften der Schmuckfeder hinweisen, während in der Federpapille des Weibchens Möglichkeiten zur Ausbildung von Federn liegen, die an optisch undifferenzierte Federn anderer Entenarten erinnern. Ob durch Injektionen von weiblichen Hormonen ev. auch beim Männchen Reduktionsstufen von Federtypus der Weibchen erzielt werden können, wurde nicht untersucht.

IV. ABSCHLIESSENDE BEMERKUNGEN

Die morphologische Analyse der Schmuckfeder und der ihr homologen Federn hat einige Tatsachen ergeben, die mir für das allgemeine Verständnis der Federmorphologie wichtig zu sein scheinen und die darum an dieser Stelle kurz diskutiert werden sollen:

1. *Festigungsstrukturen im Dienst verschiedener Funktionen*

Versuchen wir die Schmuckfeder in ihren verschiedenen Gebieten noch einmal hinsichtlich ihrer Festigungsstruktur und strukturell farbgebender Ausbildung mit einer Schwungfeder zu vergleichen: In der Mitte der Innenfahne der Schmuckfeder ist wegen der langen Rami die intensivste Umwandlung in Festigungsstrukturen zu erwarten, während am Rand der Innenfahne im Samtteil und in der Aussenfahne die strukturell farbgebenden Bildungen sehr stark beteiligt sind. Diese Strukturen finden sich sowohl im Ramus als auch in den Radien. Wir besprechen diese in folgenden gesondert.

Die Ramusstrukturen wurden eingehend von SPÖTTEL (1914) untersucht. Er behandelt in seiner Arbeit über die Federn von Columba livia die Frage nach der Festigkeit verschiedener Ramusquerschnitte. Aus mechanischen Gesichtspunkten leitet er ab, dass die Rami sehr widerstandsfähig gegen Druck und Zug sind, wenn sie im Querschnitt lang sind, in der Längsrichtung ventral gefalzt oder wenn diese beiden Bauweisen kombiniert auftreten. Die längsten Querschnitte am Unterarm fand ich an der ersten Unterarmschwinge der Stockente. Ausserdem biegt ihr ventraler Teil sehr stark nach proximal um. Hier wird also die „Rinneneisenform" mit grosser Länge kombiniert. An diese Ausbildung schliesst sich in Bezug auf Festigkeit die in Kap. III C, 1 besprochene Ramusgestalt der mittleren Innenfahne der Schmuckfeder an, bei der eine besondere Festigkeit durch die intensive Ausbildung des ventralen Rindenteiles erreicht wird. Während die Gestalt des Ramus bei der ersten Schwungfeder der Stockente aus flugfunktionellen Gründen erklärlich ist, — die Handschwingen und die den Handschwingen unmittelbar benachbarten Federn sind am stärksten beansprucht — stellt die Ausbildung der Ramusstruktur bei der Schmuckfeder eine Festigung im Dienste der Ausbildung der breiten Innenfahne dar. Querschnitte durch die Rami der Schnatterente aus dem Gebiet der Schmuckfeder, die bedeutend kürzer sind, als die der Stockente an der ersten Unterarmschwinge, weisen darauf hin, dass die inneren Schwungfedern flugtechnisch bedeutend weniger beansprucht sind als die aussen am Flügel liegenden. Die relativ kurzen Ramusquerschnitte der Schillerzone zeigen, dass diese Zone wegen der Schmalheit der ganzen Aussen-

fahne keine besonderen Festigungsstrukturen benötigen. Die Rami der Samtzone zeigen in der Verdickung der Rinde und der damit verbundenen Verkleinerung des Markraumes die stärkste Abweichung vom schwungfedertypischen Aufbau. Vergleichende Messungen ganz schwarzer Federn von Dendrozygna viduata zeigen, dass sehr stark pigmentierte Rami in ihrem Querschnitt oft kürzer sind als die grauer oder brauner Federn.

Es zeigt sich also, dass der Bau der Rami nur dann verstanden werden kann, wenn die drei strukturbedingenden Faktoren, nämlich Festigung als Flugstruktur, Festigung im Dienste der optischen Gestaltung einer Feder und farbgebender Struktur kombiniert miteinander betrachtet werden. Dabei können die Festigungsstrukturen im Dienst optischer Wirksamkeit weit über das hinausgehen, was man an Schwungfederstrukturen in entsprechender Zone am Flügel sonst findet.

Auch beim Bau der Radien findet man eine Differenzierung in Festigungsstruktur und strukturell farbgebendem Aufbau in den verschieden differenzierten Gebieten der Feder. So zeigen sich in den Radien in der Mitte der Innenfahne Differenzierungen, die im besonderen der Festigung dienen. Dies sind die stabil ausgebildeten langen Pennula, die den für die Krümmung der Rami nötigen Abstand zweier Rami konstant halten, die Zahl und Länge der Hamuli und die Gestalt der Basallamelle, die die Festigkeit und zugleich Elastizität der breiten Fahne bewirken. Die einzelnen Radienteile können dabei quantitativ gleich oder grösser sein als die der homologen Schwungfeder, sie sind jedoch in ihrer spezifischen Differenzierung nur als Festigungsstrukturen dieser Schmuckfeder verständlich. In diesem Vergleich von Schwungfeder- und Schmuckfederstruktur begegnet man zwei Fällen der Ausbildung ähnlicher oder sogar gleicher Festigungstrukturen, von denen jeder einer besonderen Leistung zuzuordnen ist: Bei der Schwungfeder bewirken sie den Zusammenhalt der Radien und Rami im Widerstand des gegen sie einwirkenden Luftdrucks, bei der Schmuckfeder die Stabilität des breiten Segels der Innenfahne in sich selbst. Eine parallele Erscheinung der Differenzierung gleicher Strukturen zu verschiedenen Funktionen zeigt der Vergleich des schillernden Kleingefieders der Kolibris mit Schwungfedern: Wie in dieser Arbeit mehrfach erwähnt wurde, ist bei ausgebildeten Schwungfedern allgemein die Basallamelle in Dorsal- und Ventrallamelle

differenziert, um die Federfläche gegen ventral abzuschliessen. Diese Differenzierung der Basallamelle kommt bei gewöhnlichem Kleingefieder nicht vor. Dagegen zeigt Dorst (1951) bei einigen Kolibris, dass mit steigender Intensivierung des Schillers, also bei optischer Sonderleistung, eine Differenzierung in Dorsal- und Ventrallamelle auftritt. Sie dient hier dazu, eine Fläche zu schaffen, die parallel der Federoberfläche liegt und so das Phänomen des Schillers sichtbar macht.

Während es sich bei Entenschmuckfeder und -Schwungfeder um ähnliche Festigungsstrukturen handelt, die in verschiedenen Richtungen „benützt" werden, stimmen Kleingefieder der Kolibris und Schwungfedern in Strukturen überein, die ungleichen Funktionen dienen: Bei der Schwungfeder der Festigkeit, bei den Schillerfedern dagegen der Intensivierung eines rein optischen Merkmals. Es scheinen also in den Radien verschiedenster Federn gleiche Möglichkeiten der strukturellen Differenzierung zu liegen, die ganz verschiedenen Leistungen zuzuordnen sind.

Im Randgebiet der Innenfahne, wo die Erscheinung von Samt auftritt, sind die Abweichungen in bezug auf die Festigungsstrukturen zu Gunsten der rein farbgebenden Komponenten zurückgedrängt: Dabei werden jedoch „sekundäre" Festigungsstrukturen gebildet, die die rein optische Wirkung des Samt erhöhen, wie z. B. die mit der Schrägstellung der ganzen Radienfahnen im Zusammenhang stehende Verlängerung der Hamuli. Gerade an diesem Samtgebiet scheint es mir besonders aufschlussreich, dass nicht nur ein Merkmal vom Normalbau der Radien abweicht, sondern dass mehrere Federelemente verändert werden, um in gemeinsamer Verknüpfung eine optische Erscheinung hervorzurufen (Dazu s. S. 566).

2. *Zum Problem des Schillerns*

Auch auf der Aussenfahne stehen die morphologischen Abweichungen von einer Schwungfeder in engster Verbindung mit den strukturell farbgebenden Bildungen. Am Beispiel der Umwandlung des Pennuli zu einer schillernden Fläche sei hier das immer noch umstrittene Problem der Ursache des Schillers aufgezeigt: Dabei soll vorangehend der Bau eines Schillerpennuli gezeigt werden, wie es sich im Querschnitt darstellt: Der Pennulumquerschnitt ist

etwa fünfmal länger als breit und ist auf der Seite, die zum Rand der Distalfahne hinweist, also auf der ursprünglich ventralen Hälfte des Pennuli, etwas dicker als auf der dorsalen. Er besteht aus einem Zentralraum, in dem das Pigment in Körnern unregelmässig angeordnet ist und einer diesen umgebenden lamellenartig strukturierten Schicht. Die Lamellenschicht zeigt im Schnitt drei stark melanisierte Linien, die jeweils von einem helleren Zwischenraum unterbrochen werden. Die Begrenzung des Querschnittes wird von einer dunklen Linie gebildet, die den ganzen Querschnitt umsäumt, während die beiden inneren oft nur von einer Spitze zur anderen ziehen (Abb. 53 *a*).

Über die Ursache des Schillerns setzten sich Mason (1923), Elsässer (1925) und Dorst (1951) auseinander. Auf frühere Arbeiten gehe ich hier nicht ein, da sie in den genannten Arbeiten, vor allem in der Studie von Dorst, ausführlich behandelt sind. In allen drei Arbeiten wird als die Ursache des Schillerns die Farben dünner Blättchen angegeben. Die Lokalisation dieser Blättchen stand damit zur Diskussion: Nach der weit verbreiteten Ansicht von Elsässer liegt um den ganzen Radius eine dünne Keratinschicht, die das farbenerzeugende dünne Blättchen darstellen soll. Er schreibt jedoch selbst, dass er dieses dünne Blättchen nie an ganz dünnen Schnitten gesehen habe, sondern es nur an dickeren Schnitten nachweisen konnte. Wahrscheinlich handelt es sich bei Elsässers Präparaten um optische Verzerrungen, die auftreten, wenn ungenügend dünne Schnitte mit starken Immersionssystemen betrachtet werden. Seine Ansicht, dass das farbenerzeugende Blättchen der äusseren Lamelle entsprechen müsse und nicht innerhalb der Lamellenschicht liegen kann, beruht auf der theoretischen Erwägung, dass die auf dem Querschnitt sichtbaren Lamellen sehr stark melanisiert sind und alles eventuell einfallende Licht absorbieren würden. Mason (1923) und Dorst (1951) untersuchten die Schillerradien vom Pfau, der Stockente und den Kolibris und wandten neben der morphologischen Analyse auch die physikalischen Methoden an. Beide Autoren kamen auf Grund ihrer Versuche zu der Auffassung, dass die dünnen Blättchen im Bereiche der melanisierten Lamellenschicht liegen. Sie sind entweder wie bei *Anas plat.*, *Aix gal.* oder *Pavo crist.* um einen Zentralraum herumgelagert oder füllen den ganzen Querschnitt mehr oder weniger aus, wie es bei den Kolibris der Fall ist.

Aus MASONS Beschreibung (S. 417 u. 440, 1923) geht zwar hervor, dass sich die dünnen Blättchen im Bereich der Pigmentschichten befinden; diese liegen im Grössenordnungsbereich, der für die Farben dünner Blättchen zu fordern ist; ob sie sich jedoch in der Pigmentschichtlinie selbst befinden oder im helleren Zwischenraum, scheint mir erst aus der Arbeit von Dorst hervorzugehen, der für gelbe Schillerfedern einen grösseren Abstand zwischen jeweils zwei Melaninschichten angibt als für rote des gleichen Tieres. Dies entspricht dem physikalischen Gesetz für Newton'sche Ringe, dass bei Verdickung der dünnen Blättchen sich die entstehenden Farben zu einer Farbskala höherer Ordnung der Newton'schen Ringe verschieben. Dieser Zwischenraum, der jeweils das farberzeugende dünne Blättchen darstellt, besteht nicht, wie bei den Schmetterlingen, aus Luft, sondern aus einer festen Substanz. Sowohl MASON als auch DORST führen aus, dass es sich um Farben mehrerer dünner Blättchen handle, mit einer aus der Physik bekannten periodischen Struktur. Sowohl in beiden zitierten Arbeiten als auch in meinen Schnitten konnte nie das nach ELSÄSSER um die Melaninschicht herumliegende farblose dünne Blättchen gefunden werden.

Die Rolle des Melanins beim Auftreten des Schillers ist lange Zeit sehr umstritten gewesen. SCHMIDT (1951 *a*, *b*, *c*) macht die Melaninkörner für das Schillern der Kolibris und anderer schillernder Vögel verantwortlich. Nach seinen Angaben handelt es sich dabei um die vom Melanin selbst reflektierten Farben. Es müsste sich also hier um anormale Dispersion handeln, eine Erscheinung, die physikalisch genau definiert ist. MASON wie auch DORST setzten sich mit dieser Möglichkeit der Farbentstehung bereits auseinander, widerlegten aber das Auftreten von Schiller an den Vogelfedern auf Grund anormaler Dispersion in eindeutigen Versuchen. Bei den Schillerradien hat das Melanin nach Mason und Dorst die Funktion, die das Farbbild störenden Strahlen zu absorbieren. Somit kann man sich seine Rolle höchstens als zusätzlich zu den dünnen Blättchen denken, wobei ihm voraussichtlich die Funktion zukäme, reinere Farben zu erzeugen.

Ganz geklärt scheint mir die Frage nach der Wirkweise des Melanins jedoch nicht zu sein. Sollte die 2. und 3. Lamelle des Radiusquerschnittes noch als farbenerzeugende Schicht in Frage kommen, so muss die Melaninschicht einerseits so dünn sein, dass

sie alles Licht hindurchlässt, andererseits müssen die gleichen Melaninschichten bestimmte störende Strahlen absorbieren. Da bei 2 μ dicken Schnitten die Melaninschichten etwas durchsichtig werden, diese aber selbst eine Dicke von 200—400 μ haben, wäre es möglich, dass auch bis in die 2. und 3. Schicht noch Lichtstrahlen dringen und reflektiert werden. Für die allgemeine Bedeutung des Melanins beim Auftreten von Schillerfarben auf Grund dünner Blättchen spricht die Tatsache, dass auch Süffert (1924) dunklere Streifen an den Schillerschuppen einiger Schmetterlinge fand, bei denen ebenfalls die Farben dünner Blättchen die Ursache des Schillerns sind.

3. *Die Schmuckfeder als Teil eines Gesamtmusters*

Die in dieser Arbeit besprochenen Umwandlungsstufen, die zur Bildung der Schmuckfeder führen, werden nur verständlich, wenn man die Schmuckfeder als ein Organ der äusseren Erscheinung auffasst, welches grundsätzlich anderen Gesetzen unterliegt, als die Organe des Innern, die primär der Selbsterhaltung und Arterhaltung dienen (Portmann 1957). So sind z. B. die speziellen Strukturen, die Samt- und Schillerwirkung hervorrufen, nur erklärlich im Zusammenhang damit, dass sie in einem „Medium" vorkommen, in dem die optischen Gesetze für die Wellenlängen des weissen Lichtes gültig sind. Portmann deutet diese spezialisierten Organe der äusseren Erscheinung als Organe, die der Selbstdarstellung dienen (Portmann 1957). Selbstdarstellung ist nach Portmann eines der Grundphänomene des Lebendigen, gleich dem der Selbsterhaltung und Arterhaltung. Diese drei Lebensfunktionen sind am Vogelgefieder, dem diese Arbeit im besonderen gilt, nicht getrennt, sondern das Gefieder dient sowohl dem Flugvermögen als auch dem Wärmeschutz, also der Selbsterhaltung, in der visuellen Wirkung auf Artgenossen der Arterhaltung und in der mannigfaltigen speziellen Ausbildung visueller Strukturen der Selbstdarstellung. Es kann dabei die Funktion der Selbstdarstellung die der Erhaltung „zurückdrängen" und sekundäre Organe der Selbsterhaltung hervorrufen. Ein Beispiel dafür scheinen mir die Pelzdunen des männlichen Pfaus zu sein: Bei normal ausgebildeten, optisch nicht differenzierten Konturfedern des Rückens ist der basale Teil der Federn jeweils als Dune ausgebildet. Dieser Teil dient dem Wärme-

schutz. Bei den Rückenfedern des Pfaus wird durch die starke Verlängerung der Federn ihr Dunenteil sehr reduziert. An Stelle dieses fehlenden Dunenteils der Augenfedern werden zusätzliche Federn als Pelzdunen ausgebildet, die sekundär dem Wärmeschutz, also der Selbsterhaltung dienen (Sager 1955).

Die grosse Vielfalt der Ausbildung visueller Strukturen bei den Vögeln zeigt ganze Federn und Federteile, die von einfachsten Erscheinungsformen zu den kompliziertesten, wie sie die Schmuckfeder der Mandarinente aufweist, hinführen. Kennt man den Anfangs- und Endpunkt einer solchen Formenreihe, so ist es möglich, den Formwert (Portmann 1948) einer bestimmten visuellen Struktur oder einer ganzen Feder zu bestimmen und ihn in Beziehung zur Sebsterhaltung oder Selbstdarstellung zu stellen. Eine solche Formenreihe stellen die Sommerfeder des adulten Mandarinentenmännchens, die Feder des Weibchens und die Schmuckfeder dar. In der Discussion von Kap. III, B, 1 wurde versucht, den Formwert für die Schmuckfeder und der ihr homologen Federn nachzuweisen. Versuchen wir auf Grund der oben ausgeführten Erwägungen, dass den Organen der Erscheinung eine besondere und spezifische Gesetzmässigkeit zukommt, sie aber in ihrer Vielfalt durch die morphologischen Methoden der Formwertsbestimmung zuzuordnen sind, die Schmuckfeder der Mandarinente in die bei Vögeln auftretenden Erscheinungsformen einzuordnen.

Eine methodische Grundlage für den Vergleich der Musterarten bei Vögeln gibt es bis jetzt nicht. Für die Insekten hat Weber (1954, p. 219 ff.) als erster eine Ordnung der äusseren Erscheinungsmöglichkeiten aufgestellt. Als Oberbegriff der äusseren Erscheinungsformen tritt bei ihm die Färbung auf. Sie kann entweder einheitlich sein, das heisst, man kann am Tierkörper keine Anhäufung von Pigment gegenüber pigmentfreien Gebieten unterscheiden. Oder die Färbung kann sich differenzieren in ein Zeichnungsmuster. Dieses ist dadurch charakterisiert, dass sich bestimmte Gebiete des Tierkörpers durch Pigment- oder Strukturfarben voneinander unterscheiden. Die grösste Zahl der Vögel trägt ein Zeichnungsmuster. Da die Vögel eine grosse und divergierende Mannigfaltigkeit von solchen Mustern aufweisen, soll im folgenden versucht werden, den allgemeinen Begriff des Zeichnungsmusters unabhängig von dem der Insekten für Vögel

noch weiter aufzuteilen, ähnlich wie es Süffert (1929) für Schmetterlinge durchführt. Nur verlangen die besonderen Verhältnisse der Federn als Träger des Zeichnungsmusters eine etwas andere Art der Aufteilung als die Süffer'sche.

Das Zeichnungsmuster (von hier an, einfacher als Muster bezeichnet) kann 1. homogen sein: Die Elemente des Musters sind gleichförmig über den Tierkörper verteilt. Falls sich mehrere dieser homogenen Zeichnungsmuster zu einem Gesamtmuster zusammenschliessen, gehen sie ohne scharfe Grenze ineinander über. Diese homogenen Zeichnungsmuster findet man bei vielen Weibchen der Anatiden, den Eulen, bei Sperbern und vielen anderen. 2. kann das Zeichnungsmuster inhomogen sein. Es treten am Vogelkörper mehrere Einzelmuster auf, die scharf gegeneinander begrenzt sind. Wir bezeichnen diese Einzelmuster, da ihnen ausgesprochene feldartige Eigenschaften zukommen (Lillie und Juhn 1935), als Musterfeld des inhomogenen Gesamtmusters. Beim inhomogenen Muster beobachtet man zwei für den Erscheinungswert äusserst wichtige Abwandlungen: Einmal ist das Muster von der morphologischen Struktur der Einzelfeder weitgehend abhängig. Es wird gebildet von einer Summe von Federn, bei der meistens die ganze Feder von einem Musterteil eingenommen ist, und wo die Symmetrie des Musters mit der der Feder weitgehend übereinstimmt. Dieser Typus wäre als Mosaiktypus des inhomogenen abhängigen Musters zu bezeichnen. Hierzu gehören die Muster der Männchen vieler Hühnervögel. Selbst in dem so auffälligen Muster des Pfauenrades stimmt die Symmetrie des Augenmusters mit der Symmetrie der Feder überein. In diesem Zusammenhang ist es wichtig, dass Sager (1955) in der Analyse des Pfauenrades zu der Auffassung kommt, die symmetrische Augenfeder sei der Grundtypus des Rades, welches an den Seiten durch sekundäre Feldeinflüsse zu asymmetrischen Formen umgewandelt werde.

Bei den Enten tritt eine Form des Musters auf, deren charakteristisches Merkmal ist, dass die musterbildenden Färbungen ohne Berücksichtigung der morphologischen Einheit der Feder über einen grösseren Federbezirk wie hingemalt erscheinen. Als bestes Beispiel dient hier der Spiegel der Enten. Beim Spiegel kann man keine Feder vom linken Flügel mit der des rechten Flügels

vertauschen, ohne dass die Einheit des Musters gestört würde. Süffert bezeichnet diesen Typus des Musters als Totalzeichnung und schreibt ihm die höchste Form der Bildhaftigkeit zu. Unter Erscheinungen, die den Charakter der Bildhaftigkeit tragen, versteht man nach ihm „visuell kontinuierliche, anatomisch discontinuierliche Bildungen." (SÜFFERT 1925.) Das heisst, es wird das Aeussere von Organen, die voneinander verschiedener Entstehung sind, so aufeinander abgestimmt, dass die Verschiedenheit der Anatomie fast aufgehoben erscheint. Diese Muster, die durch das „Aufeinander-abgestimmtsein" der Einzelmuster zu grösster visueller Einheitlichkeit gelangen, bezeichne ich als Kombinationstypus genüber dem mehr additiven Mosaiktypus. Am Beispiel des Männchens der Mandarinente im Prachtkleid sei ein solches Kombinationsmuster näher erläutert: Abb. 4 zeigt das Gesamtmuster des Mandarinentenmännchens von der Seite. Dieses Seitenmuster ist aus drei verschiedenen Musterfeldern zusammengesetzt:

1. dem Feld der Flankenfedern;
2. dem Feld der Schmuckfeder;
3. dem Feld der schwarz/weissen Schulterfedern, das den basalen Abschlussrand der Innenfahne der Schmuckfeder bildet.

JUHN und FRAPS (1936) wiesen nach, dass bestimmte Federgebiete sich im Verhalten der Federn der einzelnen Follikel in bezug auf eine inner- oder ausserhalb des Gebietes liegende Achse gesetzmässig verändern. Ein solches Gebiet mit gesetzmässiger Veränderung der einzelnen Follikel wird als Feld bezeichnet. Obwohl die drei Musterfelder der Mandarinente nicht im einzelnen auf ihre Feldeigenschaften analysiert wurden, zeigt sich im Vergleich der drei Gebiete, dass die Flankenfedern das am meisten homogene Feld darstellen, das Schulterfederfeld dagegen in bezug auf Länge — und Symmetriegrad — stark verändert ist. Seine besondere Veränderung wird nur verständlich als basaler Abschlussrand der Innenfahne der Schmuckfeder. Das 3. Feld, welches an der Bildung des Gesamtmusterfeldes teilnimmt, ist das der Schmuckfeder und der drei proximal benachbarten Federn. Dieses Feld nimmt gegenüber den beiden ersteren eine Sonderstellung ein: Es nimmt am Gesamtmuster nur die Schmuckfeder teil, die drei anderen Reduktionsformen der Schmuckfeder sind unter den Deckfedern verbogen. Wie sind diese drei Federn im

Gesamtmuster, bei dem alles auf Bildhaftigkeit ausgerichtet erscheint, zu verstehen ? Nimmt man für die Ausbildung der drei Musterfelder für jedes Feld eine feldartige Wirkung an, so ist es denkbar, dass dieses Feld der Schmuckfeder nicht auf eine Feder beschränkt sein kann, sondern dass die Feldkräfte des Schmuckfederfeldes so stark sind, dass sie auch auf die drei benachbarten Federn übergreifen, obwohl ihre visuelle Wirksamkeit gegenüber der Schmuckfeder aufs äusserste zurückgedrängt ist.

Fragt man nach dem Formwert dieser drei Felder, so zeigt sich, ausgehend von einer in Bezug auf Schmuckfedereigenschaften undifferenzierten Konturfeder, dass sich dieser von den Flankenfedern über die Schulterfedern zur Schmuckfeder steigert. Diese Steigerung des Formwertes zeigt sich vor allem in der Zunahme der farbbildenden Komponenten vom normalen Bau der Feder. Dabei zeigt das Schmuckfederfeld den höchsten Grad der Abweichung, der sich erstens in der erhöhten Ausbildung von Festigkeitsstrukturen für die Funktion der Sichtbarkeit zeigt, zweitens in der optimalen Ausbildung von farbgebenden Strukturänderungen und drittens, indem drei der musterbildenden Federn zugunsten der einen Schmuckfeder in den nicht sichtbaren Bereich „zurückgedrängt" werden.

V. ZUSAMMENFASSUNG

A. Im descriptiven Teil dieser Arbeit wurde die Morphologie der Schmuckfeder von *Aix galericulata* L. untersucht. Durch Analyse der Ramus- und Radienstrukturen wurde der Abweichungsgrad der Schmuckfeder von einer normalen Schwungfeder und den der Schmuckfeder homologen Mandarinentenfedern bestimmt. Dadurch konnte gezeigt werden, dass der Schmuckfeder ein hoher Eigenwert zukommt, der sich in folgenden vier Gesetzmässigkeiten der *makroskopischen* Struktur zeigt:

1. Verkürzung und zweifache Krümmung des Schaftes.
2. Beträchtliche Verlängerung der Rami der Innenfahne und Verkürzung der Rami der Aussenfahne.
3. Stumpfere Winkelbildung Ramus/Schaft an der Innenfahne und spitzere an der Aussenfahne.
4. Ungewöhnliche Ramusdichte der Innenfahne.

Ansätze zu diesen besonderen Strukturen finden sich bei der juvenilen und adulten Sommerfeder des Mandarinentenmännchens. Ihre Ausprägung findet sich in gesteigerter Form bei der homologen Feder des Weibchens und erreicht ihren höchsten Ausbildungsgrad bei der optimalen Schmuckfeder adulter Männchen.

Die *mikroskopische* Analyse des Federbaues zeigte, dass die Besonderheiten der Schmuckfeder mit drei verschiedenen Strukturen in Beziehung stehen:

1. Strukturen, die der Festigung und Ausbildung der ganz ungewöhnlich breiten Innenfahne dienen. Sie wurden als Festigungsstrukturen im Dienst optischer Gestaltung bezeichnet. Dazu gehören die Verlängerung der Ramus- und Basallamellenquerschnitte, die Verlängerung der Proximalradien, die Verlängerung der Hamuli der Distalradien und die Verbreiterung von deren Pennulumzellen. Dabei sind die Festigungstrukturen im Dienst optischer Gestaltung charakteristisch verschieden, aber in der morphologischen Komplikation gleich oder höher differenziert als die entsprechenden Strukturen homologer Schwungfedern.

2. Strukturen, die der Erzeugung von Farbphänomenen dienen: Verlängerung und ausgedehnte Fortsatzbildung dient der Oberflächenreflexion und ermöglicht die Erscheinung von Weiss. Schrägstellung der Radien und ihrer Distalfahnen bei ausgedehnter Zackenbildung und schwarzbrauner Melaninpigmentierung erzeugt die Samteffekte. Verbreiterung und Umwandlung der Pennulumzellen zu lamellenartigen Schichten erzeugt Schillerfarben auf Grund des physikalischen Phänomens der Newton'schen Ringe.

Entgegen der weit verbreiteten Auffassung von Elsässer, nach der das Schillerphänomen vor allem in der äusseren farblosen Lamelle des Radius erzeugt wird, sprechen alle in dieser Arbeit gezeigten Befunde zu Gunsten der von Mason (1923) und Dorst (1951) vertretenen Ansicht, nach welcher das Schillerphänomen durch eine mehrfache Lage von Lamellen hervogerufen wird.

3. Strukturen, die an der Erzeugung von Farberscheinungen keinen direkten Anteil haben, die aber im Gefolge der farbgebenden Eigenschaften verändert sind und auf indirektem Wege die Wirksamkeit der Farberscheinungen erhöhen: Verkürzung der Basallamellen der Distalradien im Samt- und Schillerteil und damit Verlängerung der Pennula; Verkürzung der Proximalradien im Schiller-

gebiet; Verlängerung der Hamuli im Samtbereich und spitzere Winkelbildung Distalfahne/Ramusachse im Schillerteil.

B. Im *experimentellen* Teil wurden die Potenzen der Schmuckfederpapille beider Geschlechter geprüft. Beim Rupfen von vollausgebildeten Federn kann die Schmuckfeder in einem Mauserzyklus zwei- bis dreimal regenerieren. Bei im Wachstum gerupften Federn ist die Regenerationsfähigkeit grösser.

Regenerate der im Dezember bis Mai gerupften Schmuckfedern weisen alle Grade der Reduktion des Schmuckfedermusters auf. Der Umschlag von der Schmuck- auf die Sommerfeder erfolgt dabei in Umwandlungsstufen, die die ganze Feder ergreifen, also nicht derart, dass an der Spitze der Feder noch Schmuckfederstrukturen vorhanden sind und basal Sommerfederstrukturen. Die nicht von anderen Federn überdeckten distalen Federteile sind am resistentesten in Bezug auf Reduktionserscheinungen des Schmuckfedermusters.

Bei der Feder des Weibchens treten in noch stärkerem Masse als bei den Männchen Reduktionserscheinungen der schmuckfederartigen Strukturen auf. Die Umwandlungsformen dieser Feder sind der Umbildung von weiblichen Spiegelfedern bei Rupfungen im Winter und Frühjahr vergleichbar.

C. Die Schmuckfeder stellt im männlichen Prachtkleid kein isoliertes Organ dar, sondern bildet mit den Flankenfedern und den Schulterfedern ein Gesamtmuster, dass sich aus ontogenetisch deutlich gesonderten Musterfeldern zusammensetzt. Dabei ist von den inneren Schwungfedern nicht nur die 13., sondern auch die 14. bis 16. Schwungfeder des Unterarmes von den homologen Federn anderer Anatiden differenziert. Die 14. bis 16. Schwungfeder stellen verkleinerte Abbildungen der Schmuckfeder dar. Sie sind jedoch durch die darüberliegenden Federn völlig verdeckt und nehmen keinen Anteil an der Ausbildung des Gesamtmusterfeldes. Das Auftreten dieser „unsichtbaren“ Schmuckfedern wurde so gedeutet, dass die Faktoren, die die 13. Schwungfeder zur Schmuckfeder differenzieren, so stark sind, dass sie auch die benachbarten Federn beeinflussen. Der Schmuckfeder selbst kommt jedoch der grösste Eigenwert innerhalb der Federn des Gesamtmusters zu.

LITERATURVERZEICHNIS

CAVAZZA, F. 1938. *Ricerche sperimentali sui caratteri sessuali secondari ed il dimorfismo stagionale di Anas boscas L.* Arch. Zool. Exp. Gen. 79: 409-461.

CARIDROIT, F. u. PEZARD, A. *A propos de l'inversion sexuelle autonome d'une cane de Rouen.* C. R. Soc. Biol. Paris 96: 1295-1298.

CARIDROIT, F. u. REGNIER, 4. 1932. *Conditionnement de la forme et de la pigmentation des remiges secondaires de la Cane de Rouen.* C. R. Soc. Biol. Paris 109: 1347-1349.

CARIDROIT, F. 1933. *Dimorphisme sexuel des remiges secondaires de la race des canards « Khaki-Campbell ».* C. R. Soc. Biol. Paris 113: 236-238.

DESSELBERGER, H. 1930. *Über das Lipochrom der Vogelfeder.* Journ. Ornith. 78: 328-376.

DORST, J. 1930. *Recherches sur la structure des plumes des Trochilides.* Mém. Mus. nat. (Zool.) Paris 1/125: 125-260.

ELSÄSSER, T. 1925. *Die Struktur schillernder Federn.* Journ. Ornith. 73: 337-389.

FOX, D. L. 1953. *Animal Biochromes and Structural Colours.* Cambridge Univ. Press.

FRANK, F. 1939. *Die Färbung der Vogelfeder durch Pigment und Struktur.* Journ. Ornith. 87: 426-523.

FRAPS, R. M. und JUHN, M. 1936. *Developmental Analysis in Plumage. III. Field Functions in the Breast Tracts.* Physiol. Zool. 9: 378-406.

GLASEWALDT, F. K. 1926. *Zur Frage der Übergänge zwischen hellen und dunklen Melaninen.* Journ. Ornith. 74: 541-549.

GOESSLER, E. 1938. *Untersuchungen über die Entwicklung und Entstehung von Gefiederaberrationen.* Arch. Julius Claus Stiftung. Vererbungsforsch., Socialanthrop. Rassenhyg. Zürich. 13: 495-666.

GÖRNITZ, K. 1923. *Versuch einer Klassifikation der häufigsten Federfärbungen.* Journ. Ornith. 71: 127-131.

GÖHRINGER, R. 1951. *Vergleichende Untersuchungen über das Juvenil- und Adultkleid der Amsel (Turdus merula L.) und beim Star (Sturnus vulgaris L.).* Rev. Suisse Zool. 58: 279-358.

HAECKER, V. 1918. *Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse.* G. Fischer, Jena.

HEINROTH, O. 1910. *Beiträge zur Biologie, namentliche Ethologie und Psychologie der Anatiden.* Verh. V. Internat. Ornith. Kongress Berlin.

HEMPEL, M. 1931. *Die Abhängigkeit der Federstruktur von der Körperregion.* Jena. Zeitschrift Nat. Wiss. 65: 659-737.

HENKE, K. 1933. *Zur Morphologie und Entwicklungsphysiologie von Tierzeichnungen.* Naturwiss. 21. Jhg. Heft 35.

HENKE, K. 1936. *Versuch einer vergleichenden Morphologie des Flügelmusters der Saturniden.* Nova Acta Leop. (N. F.), 4/18: 1-196.

— 1939. *Die rhytmischen Musterbildungen und die Bedingungen des Saisondimorphismus bei der Flankenfeder der männlichen Stockente.* Biol. Zentralbl. 59: 458-489.

HOLMES, A. 1935. *The Pattern and Symmetry of Adult Plumage Units in Relation to the Order and Locus of Origin of the Embryonic Feather Papillae.* Am. Journ. Anat. 56: 513-535.

KRÄTZIG, H. *Untersuchungen zur Frage der Struktur und Farbänderungen bei künstlicher (Thyroxin) Mauser.* Zool. Anz. 118: 66-78.

KUHN, O. 1932. *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an der Vogelfeder.* Arch. Entw. Mech. Org. 127: 456-541.

— 1953. *Zwillingsfedern bei Hustauben.* Zool. Anz. 151: 147-156.

— 1955. *Doppelbildungen der Vogelfeder und ihre entwicklungsphysiologischen Bedingungen.* Photographie u. Wiss. schaft 4 Heft 3.

LEBEDINSKY, N. G. 1929. *Über die Hautzeichnungen bei Vögeln und die evolutionstheoretische Bedeutung des Fehlens artspezifischer Zeichnung in der verdeckten Haut der Warmblütler.* Arb. vergl. anat. exp. zool. Inst. lettl. Univ. Riga.

LORENZ, K. 1935. *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels.* Journ. Ornith. 83: 137-213; 289-413.

— 1952. *Über tanzähnliche Bewegungsweisen bei Tieren.* Studium generale 5.

MASCHA, E. 1904. *Über die Schwungfeder.* Z. wiss. Zool. 77: 606-651.

MASON, C. W. 1923 a. *Structural colors in Feathers I.* Journ. Phys. Chem. 27: 201-251.

— 1923 b. *Structural Colors in Feathers II.* Ibid. 27: 401-447.

— 1926. *Structural Colors in Insects I.* Ibid. 30: 385-395.

— 1927 a. *Structural Colors in Insects II.* Ibid. 31: 321-354.

— 1927 b. *Structural Colors in Insects III.* Ibid. 31: 1856-1872.

PADOA, E. 1948. *Storia naturale del sesso.* Edit. Giulio Einaudi.

PÉZARD, A. 1926. *La greffe des glandes sexuelles et les problèmes de la biologie générale.* Rev. Suisse Zool. 33: 407-425.

PORTMANN, A. 1948. *Die Tiergestalt.* Friedrich Reinhardt, Basel.

— 1953. *Um ein neues Bild vom Organismus.* In offner Horizont. Festschrift Karl Jaspers, Piper, München.

— 1956. *Tarnung im Tierreich.* Springer, Wien.

— 1957 a. *Erleuchtung und Erscheinung im Lebendigen.* Eranos 1956 Rhein-Verlag, Zürich.

— 1957 b. *Die Erscheinung der lebendigen Gestalten im Lichtfelde.* Festschrift H. Plessner. Göttingen

RENSCH, B. 1923. *Über Samt- und Seidenstruktur der Vogelfedern.* Journ. Ornith. 71: 269-276.

— 1924. *Untersuchungen zur Phylogenese der Schillerstruktur.* Ibid. 73: 127-147.

RENSCH, B. 1927. *Schwingenfärbung schillernder Vögel und geschlechtliche Zuchtwahl.* Zool. Anz. 70: 93-99.

REGNIER, V. u. CARIDROIT, F. 1930. *Changement de forme et de pigmentation des remiges secondaires de la cane de Rouen, provoqué expérimentalement pendant la période de ponte.* C. R. Soc. Biol. Paris. 105: 612-615.

SAGER, E. 1955. *Morphologische Analyse der Musterbildung beim Pfauenrad.* Rev. Suisse Zool. 62: 25-127.

SAVAGE, 1952. *The Mandarin Duck.* A. u. C. Black, London, p. 78.

SCHENKEL, R. 1957. *Zur Deutung der Balzleistungen einiger Phasianiden und Tetraoniden.* Ornith. Beob. Basel 53: 182-201.

SCHMIDT, W. J. 1952. *Wie entstehen die Schillerfarben der Federn?* Naturwiss. 39/14: 313-318.

— 1952 b. *Neuere Untersuchungen über Schillerfarben.* Jörn. Ornith. 93:

— 1952 c. *Über die Buckelreflectoren der grünen Federn von Flaumflusstauben.* Ber. oberhess. Ges. Nat.-Heilk. (N. F.), Nat. Wiss. Abt. 25: 93-89.

SICK, H. 1937. *Morphologisch funktionelle Untersuchungen über die Feinstruktur der Vogelfeder.* Journ. Ornith. 85: 206-372.

SPÖTTEL, W. 1914. *Die Färbung von Columba livia nebst Beobachtungen über die mechanischen Bauverhältnisse der Vogelfedern.* Zool. Jahrb. (Anat.) 38: 357-425.

STEINBACHER, G. 1931 a. *Eumelanin und Phäomelanin in der Vogelfeder.* Ornith. Monatsber. 39: 41-42.

— 1931 b. *Weitere histologische und experimentelle Untersuchungen über die Färbung der Hühnerfedern.* Ibid. 39: 173-175.

STEINER, H. 1917. *Das Problem der Diastataxie des Vogelflügels.* Jena Zeits. Nat. Wiss. 55: 221-505.

STREICH, G. u. SWETOSAROW, E. 1937. *Die natürliche Mauser einiger Entenvögel.* Zool Jahrb. (Syst.) 69: 319-336.

— 1937 b. *Über die Schnelligkeit des Federwachstums.* Zool. Jahrb. (allg. Zool. Physiol) 57: 280-292.

STRESEMANN, E. 1940. *Zeitpunkt und Verlauf der Mauser bei einigen Entenarten.* Journ. Ornith. 88: 288-333.

SÜFFERT, F. 1924. *Morphologie und Optik der Schmetterlingsschuppen.* Zeit. Morph. Oekol. Tiere 1: 171-308.

— 1925. *Geheime Gesetzmässigkeiten in der Zeichnung der Schmetterlinge.* Rev. Suisse Zool. 32: 107-111.

— 1927. *Zur vergleichenden Analyse der Schmetterlingszeichnung.* Biol. Zentralblatt 47: 385-413.

— 1932. *Phänomene visueller Anpassung.* I-III. Zeit. Morph. Oekol. Tiere. 26: 147-316.

SWETOSAROW, E. u. STREICH, G. 1937. *Die experimentelle Analyse des Geschlechts- und Saisondimorphismus im Gefieder der Enten.* Zool. Jahrb. (allg. Zool. Physiol.) 58: 225-240.

VEVERS, H. G. 1954. *The Experimental Analysis of Feather Pattern in the Amherst Pheasant Chrysolophus amherstiae (Leadbeater).* Trans. Zool. Soc. London 28, Part. 4: 305-349.

WEBER, H. 1954. *Grundriss der Insektenkunde.* 3. Aufl. G. Fischer, Stuttgart.